



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Dípteros quironómidos [Insecta] subfósiles y recientes en sedimentos lacustres andino-patagónicos : influencia de los eventos paleoambientales naturales y artificiales

Rizzo, Andrea P.

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Spinelli, Gustavo Ricardo

Co-dirección: Massaferro, Julieta

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2007

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000003>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

**"Dípteros quironómidos (Insecta) subfósiles y recientes en
sedimentos lacustres andino-patagónicos: influencia de los
eventos paleoambientales naturales y artificiales."**

Lic. Andrea P. Rizzo

**Director: Dr. Gustavo Spinelli.
Co-Directora: Dra. Julieta Massafferro**

- 2007 -

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	iv
ABSTRACT	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Paleolimnología: definición	1
1.1.1. Breve reseña sobre aspectos históricos de Paleolimnología	3
1.2. Antecedentes en el área	4
1.3. Los lagos y sus sedimentos como archivos paleolimnológicos	6
1.3.1 Origen de los lagos	6
1.3.2. Origen y tipo de sedimentos	7
1.3.3 Registros sedimentarios lacustres	8
1.3.4. Cronología lacustre	10
1.3.5. Paleoindicadores lacustres	12
1.4. Objetivos Planteados	16
2. CHIRONOMIDAE: ASPECTOS BIOLÓGICOS Y PALEOLIMNOLÓGICOS	19
2.1 Introducción	19
2.1.1. Ciclo de vida	20
2.1.2. Aspectos ecológicos de las larvas de Chironomidae	21
2.1.3. Restos quitinosos de quironómidos en sedimentos lacustres	24
2.2. Breve reseña de quironómidos como Paleoindicadores	24
2.2.1. Chironomidae en Patagonia Argentina	28
3. ÁREA DE ESTUDIO	30
3.1. Caracterización general de Patagonia Argentina	30

3.1.1. Clima	30
3.1.2. Vegetación	33
3.2. Caracterización de la zona de estudio	33
3.2.1. Zona altoandina	34
Lago Tonček.	35
3.2.2. Zona de bosque mixto	35
Lago Morenito	37
Lago El Trébol	37
3.2.3. Zona de estepa arbustivo-graminosa	39
Laguna El Toro	39
 4. MATERIALES Y MÉTODOS	 41
4.1. Trabajo de campo	41
4.1.1. Obtención de los testigos sedimentarios	41
4.1.2. Mediciones in situ	42
4.2. Trabajo de laboratorio	43
4.2.1. Submuestreo del perfil sedimentario y obtención de las muestras	43
4.2.2. Tratamiento de la muestra para el fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs	43
4.2.3. Determinación de Materia Orgánica	44
4.2.4. Tratamiento de las muestras para determinar Sílice Biogénica	45
4.2.5. Tratamiento de las muestras para separar y determinar taxonómicamente los restos subfósiles de Chironomidae	46
4.4. Análisis de los datos	48
 5. RESULTADOS I: ASPECTOS ESTRATIGRÁFICOS DE LOS PERFILES SEDIMENTARIOS Y GEOQUÍMICA	 51
5.1. Lago Tonček	51
5.1.1. Fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs	51
5.1.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica	53
5.1.3. Discusión	54
5.2. Lago Morenito	56

5.2.1. Fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs	56
5.2.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica	56
5.2.3. Discusión	58
5.3. Lago El Trébol	59
5.3.1. Fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs	60
5.3.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica	60
5.3.3. Discusión	63
5.4. Laguna El Toro	63
5.4.1. Fechado de los testigos con ^{210}Pb y ^{237}Cs	64
5.4.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica	64
5.4.3. Discusión	67
5.5. Síntesis de los resultados	69
 6. RESULTADOS II: CHIRONOMIDAE	
70	
6.1. Lago Tonček	70
6.1.1. Discusión	74
6.2. Lago Morenito	76
6.2.1. Discusión	80
6.3. Lago El Trébol	81
6.3.1. Discusión	84
6.4. Laguna El Toro	88
6.4.1. Discusión	92
6.5. Síntesis de los resultados	95
 7. RESULTADOS III: ANÁLISIS ESTADÍSTICO	
97	
7.1. Breve introducción	97
7.2. Análisis de Correspondencia entre los distintos ambientes estudiados y la fauna de quironómidos	99
7.3. Análisis de Componentes Principales para cada uno de los ambientes estudiados	102
7.3.1. Resultados del PCA del lago Tonček	103
7.3.2. Resultados del PCA del lago Morenito	105
7.3.3. Resultados del PCA del lago El Trébol	107

7.3.4. Resultados del PCA de la laguna El Toro	109
7.4. Síntesis de los resultados	112
CONCLUSIONES GENERALES	113
REFERENCIAS	117
Apéndice I: Datación	i
Apéndice II: Tablas	viii
Apéndice III: Fotos	xxii

AGRADECIMIENTOS

A mis dos amores, al hombre que camina la vida a mi lado desde hace 10 años y a nuestra hijita Ana, que con sólo una sonrisa ilumina nuestra vida, porque con el amor, la paciencia y la entrega de ambos hicieron posible que concretara esta etapa.

A Julieta, por introducirme en el conocimiento de la Familia Chironomidae y acompañarme en los primeros pasos de este maravilloso mundo de la investigación y que junto a Gustavo hicieron posible esta tesis, gracias a su apoyo y aportes para la redacción de este manuscrito.

A María y a Sergio, que me abrieron las puertas del LAAN con afecto y generosidad y que siempre confiaron en mí y aún viéndome sin ánimo para seguir adelante, me apuntalaron. Muchas Gracias, porque sin ustedes no hubiera podido culminar esta tesis.

A Romina, Débora, Soledad y Marina, con las que compartí tanto buenos como no tan buenos momentos entre mates, chistes y trabajo. Gracias Romi por tu amistad, porque siempre te hiciste un tiempo para ayudarme a seguir adelante, con la palabra justa, la ayuda a tiempo y ese mate mañanero, con acento cordobés. Y a Eric por tus breves pero efectivas visitas por la oficina, siempre con una sonrisa y mate en mano, contagiando ánimo y energía.

A Ricky con quien compartí todas las salidas de campo y apertura de testigos. Gracias por tu trabajo responsable, tu buena disposición, y tus brillantes ideas para concretar todas las tareas que se presentaran.

A Silvia porque sin tu conocimiento, apoyo y amistad, no hubiera podido concretar los análisis de sílice biogénica. Gracias por regalarme esos días interminables, de 5 de la mañana a 10 de la noche, y por estar siempre junto a mí y a mi familia.

A María Rieradevall por haberme recibido en Barcelona con tanta consideración y afecto. Gracias por transmitirme tus conocimientos y por tus acertados consejos.

A Marcelo, por los mates y charlas compartidas en “la casita de Andrea”, y al resto de los amigos que coseché en el transcurso de esta tesis: Patos, Eugenia, Gustavo, Mora, Vero, Willy, María Elena, Javier, Inés y Gonzalo que de alguna manera siempre estuvieron.

A mis padres, por el milagro de la vida y por estar siempre junto a mí, por señalarme un camino de honestidad y solidaridad, y hacerme sentir que con ganas y esfuerzo podría lograr lo que me propusiera.

A mis hermanos y sobrinos que siempre confiaron en mí, y siempre me acompañan en todas mis elecciones y caminos.

Y todos aquellos de alguna manera hicieron posible la concreción de esta tesis.

A los que permitieron el acceso para muestrear en los diferentes ambientes lacustres estudiados: Parque Nacional Nahuel Huapi, Parque Municipal Llao-Llao, propietarios de la Hostería Laguna El Trébol y del establecimiento Corral de Piedra.

Al CONICET por financiar este trabajo y a la CNEA por permitirme llevar a cabo este trabajo en el Laboratorio de Análisis por Activación Neutrónica (LAAN); Centro Atómico Bariloche.

RESUMEN

El objetivo general del presente trabajo fue realizar un estudio comparativo de los quironómidos (Insecta: Diptera) subfósiles y recientes de cuatro ambientes lacustres de la región andino-patagónica, los lagos Tonček, Morenito, El Trébol y la laguna El Toro. Estos ambientes fueron seleccionados de acuerdo a un gradiente climático-ambiental, con el propósito de ampliar el conocimiento taxonómico-ecológico de esta familia de insectos en la región, y apreciar su potencial como bioindicadores.

Para cumplimentar con este objetivo, se tomaron testigos sedimentarios cortos en la zona profunda de cada ambiente con el fin de reconstruir la secuencia de las comunidades de quironómidos a través del tiempo y analizar los cambios ambientales y su relación con eventos históricos de los últimos 100-200 años.

Los testigos fueron analizados cada 1-2 cm y fechados mediante la técnica de ^{210}Pb y ^{137}Cs . De cada estrato de sedimento se separaron las cápsulas cefálicas de las larvas, y se determinaron los quironómidos en base a guías taxonómicas. Para complementar los resultados biológicos se realizaron los análisis de materia orgánica y sílice biogénica.

Al analizar los resultados de las comunidades de quironómidos, se observa que tanto la abundancia como la riqueza específica y la diversidad, presentaron valores mayores en los ambientes lacustres de la zona de bosque mixto, lagos Morenito y El Trébol. En el ambiente de altura, lago Tonček, y el de estepa, laguna El Toro, considerados ambientes más extremos, con la presencia de taxa con óptimos ecológicos más estrechos, los valores de estos parámetros fueron más bajos. Estos ambientes se caracterizaron por presentar comunidades con un taxón dominante a lo largo de todo el perfil sedimentario.

La fauna de quironómidos observada mostró una estrecha relación con los resultados de los análisis de materia orgánica y sílice biogénica, cuyos valores más altos correspondieron a los ambientes ubicados en la zona de bosque mixto.

En cuanto al estudio de las asociaciones de quironómidos en la secuencia sedimentaria, se observan cambios de las comunidades a través del tiempo. Algunos de estos cambios coinciden con la presencia de cenizas volcánicas (horizontes de tefras), que en la mayoría de los casos resultan en disminuciones puntuales de abundancia y riqueza específica las que se recuperan rápidamente después del evento. En otros casos, la presencia de horizontes de tefras coincide con cambios en la composición de la comunidad de quironómidos, en estos casos debido a otros factores relacionados, tales como variaciones litológicas, expansión de la zona litoral, redepositación de quironómidos litorales y aumento de la productividad.

Otros cambios observados en las comunidades de quironómidos se asocian a otros eventos naturales, tales como cambios en la salinidad y fluctuaciones en el nivel del agua.

Si bien, indudablemente, todos los ambientes han sido afectados por aportes globales de origen antrópico o por los asentamientos humanos desde el siglo pasado, los efectos del hombre en los ecosistemas acuáticos presentes en el área de estudio son aún casi imperceptibles. No obstante, en el lago Morenito se observa desde las primeras décadas del siglo pasado un cambio en la fauna de quironómidos que coincide con un aumento de materia orgánica y sílice biogénica, lo que evidencia un aumento de la productividad asociado al incremento de la actividad humana en el área, que se acentúa en la década del '60 cuando el lago es separado del lago Moreno mediante un dique.

La materia orgánica y la sílice biogénica presentan variaciones temporales, que generalmente están asociadas a disminuciones puntuales en ambos parámetros coincidentes con la presencia de horizontes de ceniza volcánica.

Los resultados de la fauna reciente de quironómidos de cada lago, fueron analizados comparativamente mediante un Análisis de Correspondencia. Se observa que las comunidades de quironómidos caracterizan o son indicadores de los cuerpos de agua estudiados. Así, en el ambiente de la zona de altura (Tonček) predominan taxa estenotérmicos fríos (*Orthoclaadiinae* y *Podonominae*), en los ambientes de la zona de bosque mixto, una comunidad dominada por taxa estenotérmicos templados (*Chironominae* y *Tanypodinae*) y la zona de estepa se caracteriza por la presencia de taxa de ambientes salobres (*Chironomini* y *Orthoclaadiinae*).

En este trabajo queda demostrada la aplicabilidad del uso de quironómidos como indicadores ambientales actuales y paleoambientales en los ambientes andino-patagónicos. Por otro lado, siendo muy restringido el conocimiento de las comunidades de quironómidos en ambientes de altura y estepa en la zona patagónica, estos resultados se consideran relevantes desde del punto de vista taxonómico-ecológico para la zona de estudio. Por último, el enfoque histórico que se contempla en este trabajo tiene su aplicabilidad en estudios de manejo ambiental, dado que tanto los eventos naturales como antrópicos ocurridos en el pasado, se ven reflejados en el estado actual de los ecosistemas lacustres.

ABSTRACT

The main goal of this work was to perform a comparative study of the subfossil and recent chironomids (Insecta: Diptera) in four lacustrine environments, which, as the remaining lakes in the Patagonian range are scarcely known. The lakes chosen for this study are Tonček, Morenito, El Trébol and El Toro. These lakes were selected considering a climatological-environmental gradient of the northern Patagonian Andean range, with the purpose to improve the taxonomic-ecologic knowledge of this insects family in the area, and appreciate their potentially value like bioindicators.

Short sediment cores (about 60 cm) were extracted from the deepest part of each lake to study the sedimentary sequence for the last 100 to 200 years.

The cores were sub-sampled every 1 to 2 cm and dated using the Pb-210 and Cs-137 techniques. From each subsample chironomid head capsules were removed manually and determined using current taxonomic guides. Organic matter and biogenic silica were also measured.

The analysis of the chironomid community shows that both the abundance and richness are higher in the lakes located in the mixed forest lakes: Morenito and El Trébol compared to lake the high altitude lake Tonček, and the steppe lagoon El Toro. Chironomids from lakes Tonček and El Toro have chironomid communities with a dominant taxon which has narrower ecological optima.

The chironomid assemblages have in good agreement with the analysis of biogenic silica and organic matter, the higher values of these indicators of productivity correspond to the mixed forest environments.

Several changes in the chironomid assemblages were identified in the sedimentary sequences. Some of these changes correspond with the deposition of volcanic ashes (tephra layers) and, in general, result in the reduction of the diversity and specific richness followed by a swift recovery after the event. In a smaller number of cases, volcanic ashes affect the assemblages through the lithologic changes, expansion of the littoral zone, re-deposition of littoral fossils and increase in the productivity.

There were also changes that can be ascribed to fluctuations in the water level and changes in salinity.

Although these systems are affected by global inputs and, since the last century, by human settlements, the anthropogenic impact in the chironomid assemblages is almost imperceptible. Particularly, there is a change in the chironomid assemblages at lake Morenito starting at the beginning of the 20th century, as well as a raise in biogenic silica and organic matter, showing an increasing trend in the productivity of the lake. This trend becomes steeper since 1960, when Morenito was separated from Moreno by the construction of a dam.

The recent chironomid communities data were examined by Correspondence Analysis. The present chironomid assemblages proved to be characteristic of the lake of provenance. At the high altitude lake Tonček there is dominance of cold-stenothermic taxa (Orthoclaadiinae and Podonominae); in lakes located in the mixed forest environments the dominant taxa are warm-adapted (Chironominae y Tanypodinae); and in the steppe lakes there is predominance of taxa from saline environments (Chironomini and Orthoclaadiinae).

This work shows the applicability of the use of chironomids as indicators of environmental status and changes in lakes in the Northern Patagonian Andean range. Also,

since the knowledge on chironomids high altitude and steppe environments of Patagonia is very limited, the data presented in this work represent a relevant contribution to the subject. The historical approach, complemented with other indicators, can be of great assistance for the future environmental management of the lakes,

1. INTRODUCCIÓN

El Cuaternario es el Período más reciente del registro geológico y se extiende desde aproximadamente los últimos 2 millones de años hasta nuestros días (Pillans & Naish, 2004). Junto con el Período Terciario forman el Cenozoico, la cuarta de las grandes Eras Geológicas (figura 1). En escalas geológicas los períodos están divididos en épocas, y el Cuaternario incluye dos: el Pleistoceno, el cual finaliza alrededor de los 10.000 años antes del presente (AP), cuando comienza el Holoceno, que es el intervalo cálido en el cual vivimos. Sin embargo, existe considerable evidencia que indica que el período templado reciente es simplemente el último de un número de episodios cálidos que formaría parte de un ciclo climático de periodos glaciares e interglaciares, por lo cual el Holoceno podría ser considerado dentro del Pleistoceno tardío, como el presente interglacial en el que vivimos (Lowe & Walker, 1997).

A pesar de ser uno de los episodios más cortos en tiempo geológico, el Cuaternario ha captado el interés de muchísimos científicos en un amplio rango de áreas, entre las que pueden mencionarse geología glacial, historia climática, circulación oceánica, sedimentología, cambios de flora y fauna y evolución humana, así como el estudio de sedimentos lacustres antiguos denominado "Paleolimnología", temática en la que se desarrolla la investigación llevada a cabo en el marco de esta Tesis Doctoral.

1. Paleolimnología: definición

La Paleolimnología es una ciencia multidisciplinaria que utiliza información física, química y biológica preservada en sedimentos lacustres para reconstruir condiciones ambientales pasadas en sistemas acuáticos (Smol, 1992).

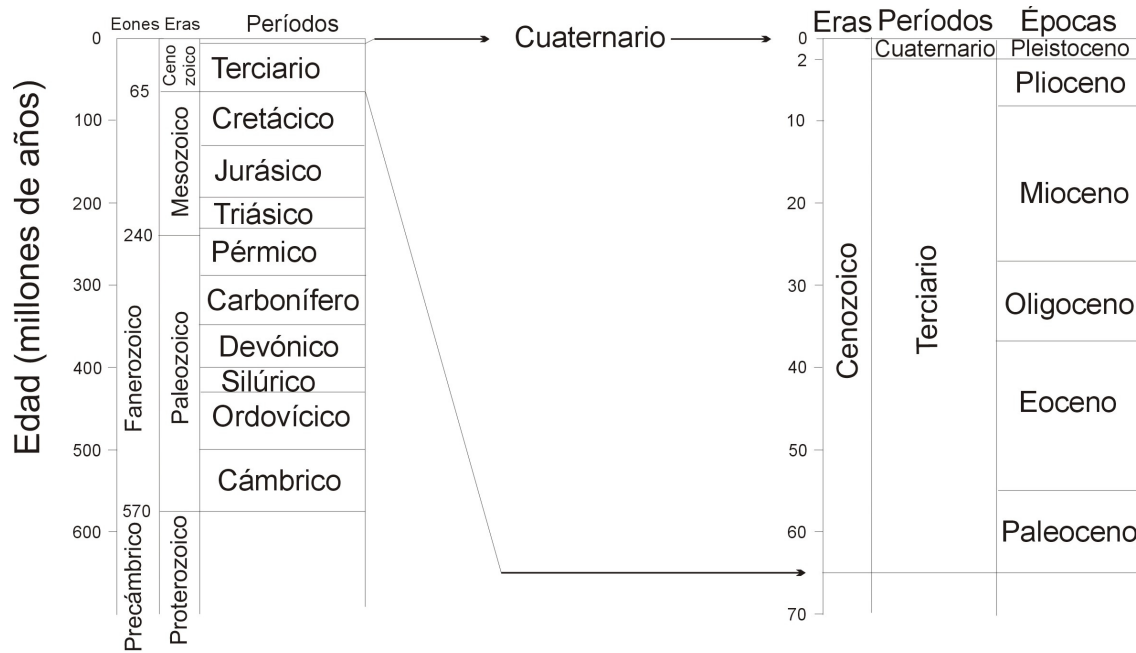


Figura 1. El Cuaternario en escala de tiempos geológicos (Lowe & Walker, 1997).

Frey (1988) definió Paleolimnología como “la interpretación de la limnología pasada a partir de los cambios que ocurrieron en el ecosistema del lago y sus probables causas. Es decir, cómo el ecosistema del lago respondió a cambios externos: clima, hidrología, fuegos, inundaciones, vulcanismo, eventos tectónicos, etc., y cómo el funcionamiento del lago se vuelve más sofisticado a través del tiempo, junto a los diferentes grupos de organismos, evoluciona y se diferencia”.

Resumiendo, la Paleolimnología es la disciplina que estudia la historia pasada de los cuerpos de agua continentales. El conocimiento de la evolución u ontogenia de lagos y ríos en lapsos prolongados de tiempo a través del estudio de los sedimentos es una fuente invaluable de información que permite determinar qué tendencias han predominado en el pasado. Este conocimiento es fundamental para inferir los cambios que pueden darse en un futuro. Procesos como, actividad geológica, fluctuación climática local e influencia antrópica, dejan diversas señales en los sedimentos, los

cuales se convierten en herramientas útiles para interpretar cambios ambientales de la cuenca y del cuerpo de agua.

En esta disciplina, las variables indicadoras de dichos cambios ambientales se denominan "proxies" y su determinación requiere la participación interdisciplinaria de expertos en biología, química, física y geología, de modo de "leer" la historia del sistema lago-cuenca-atmósfera desde el registro "escrito" en los sedimentos (Frey, 1974).

1.1. Breve reseña sobre aspectos históricos de Paleolimnología

A mediados del siglo pasado, surgen los primeros trabajos sobre Paleolimnología en Europa y América del Norte (Frey, 1969 y 1974; Binford et al., 1983; Engstrom & Wright, 1984, entre otros). Estos trabajos desarrollan una estratigrafía y presentan resultados esencialmente descriptivos sobre química o algún grupo particular de organismos de un ambiente lacustre.

Desde la década del '80 (Smol, 1990) el número de nuevos estudios paleolimnológicos se fue incrementando y las técnicas fueron avanzando rápidamente, particularmente en las áreas de fechado, instrumental científico, identificación de nuevos proxies, taxonomía, datos ecológicos y de manejo, etc. (Charles et al., 1994). En los últimos 20 años la Paleolimnología cuantitativa alcanza su mayor auge. A partir de la relación cuantitativa entre la composición de las asociaciones biológicas y las características ambientales se han desarrollado modelos que permiten inferir cambios de pH, temperatura, trofia, etc., en testigos sedimentarios (Birks et al., 1990; Dixit et al., 1991). Las reconstrucciones cuantitativas de paleotemperatura, a partir de perfiles estratigráficos de quironómidos, actualmente son utilizadas con éxito en diferentes partes del mundo ya que proporcionan reconstrucciones de temperaturas en épocas

pasadas con significativa precisión (Walker et. al, 1991; Cwynar & Levesque, 1995; Lotter et al., 1999; Brooks & Birks, 2000). La revisión de Birks (1998) sobre herramientas numéricas en Paleolimnología sintetiza los alcances de este enfoque desarrollados hasta el momento.

1.2. Antecedentes en el área

En Argentina, aunque aún el desarrollo de esta ciencia es incipiente, se han llevado a cabo varios trabajos (Fernández, 1994). En el Noroeste de Patagonia, merecen mencionarse los trabajos paleolimnológicos realizados por Auer (1956, 1958, 1965, 1970 y 1974), los cuales muestran una correlación cronológica de los estratos de tefras en testigos extraídos desde la zona andino-patagónica hasta Tierra del Fuego. Sucesivamente, Markgraf (1983, 1984, 1991, 1993) y Markgraf et al. (1981) retoman la línea de investigación pionera de Auer, con el objetivo de estudiar la causa de las variaciones del clima a través de un estudio sobre las alteraciones de la vegetación en el Período Postglacial.

Estos trabajos de Auer y de Markgraf son considerados el punto de partida para los estudios que se están desarrollando en el campo de la paleolimnología de la parte más austral de América del Sur.

La información disponible acerca del cambio ambiental ocurrido en el Período Glacial e Interglacial en la Patagonia Argentina, provienen especialmente de trabajos de tipo geológico de base (Rabassa & Alliot, 1976; Rabassa & Clapperton, 1990; Galloway et al., 1988; Denton et al., 1999) y de paleomagnetismo y sedimentología (Mazzoni & Sinito, 1982; Valencio et al., 1982; Mazzoni, 1983; Sinito et al., 1983, 1985). Recientemente, Glasser et al. (2004) han realizado una reseña exhaustiva de los

trabajos sobre paleoclima y fluctuaciones glaciarias del Pleistoceno tardío y Holoceno en Patagonia.

El área de Patagonia Norte, los trabajos de Bianchi et al. (1997, 1999) introducen un enfoque multidisciplinario, que incluye el estudio de polen, de la comunidad de quironómidos y aspectos geoquímicos en un contexto paleoambiental. Tal vez uno de los estudios más importantes desde el punto de vista paleoclimático que se han realizado en el área hasta el momento, es el trabajo de Ariztegui et al. (1997), que utiliza varios proxies (indicadores) climáticos para explicar el escenario durante la última deglaciación pleistocénica. Es importante mencionar también los estudios de ostrácodos fósiles de Cusminsky (1994), Cusminsky & Whatley (1995, 1996) y Whatley & Cusminsky (1999), el trabajo de Villarosa et al. (1999) sobre tefrocronología que abarca el Pleistoceno tardío y Holoceno, el trabajo de Daga et al. (2006) sobre depósitos volcánicos de eventos recientes y los trabajos de Ribeiro Guevara & Arribére, (2002) y Ribeiro Guevara et al. (2003), estudios pioneros en la zona, donde se aplica la técnica de fechado de testigos sedimentarios con ^{210}Pb y ^{137}Cs .

En cuanto al estudio de quironómidos fósiles, los trabajos de Massafiero (1994 y 2000), Corley & Massafiero (1998), Massafiero & Corley (1998), Massafiero & Brooks (2002), Massafiero et al., (2005 a y b) son hasta el momento los únicos trabajos que utilizan quironómidos fósiles para la interpretación de cambios ambientales y climáticos ocurridos durante el Cuaternario en la región Patagónica de Argentina y Chile. En el trabajo de Massafiero & Brooks (2002), realizado en un lago chileno a 46° S, los cambios en quironómidos durante el período postglaciar han sido interpretados como respuesta a un cambio climático similar al Younger Dryas (YD), ocurrido en el hemisferio Norte ca. 10.000 ^{14}C A.P.

1.3. Los lagos y sus sedimentos como archivos paleolimnológicos

1.3.1 Origen de los lagos

Los lagos pueden tener una variedad de orígenes. Håkanson & Jansson (1983) reconocen once tipos (tabla 1), de los cuales tres – tectónico, volcánico y “glacial”- son los de mayor interés para los investigadores del Cuaternario, ya que es en éstos donde han sido hallados los registros sedimentarios con mayor detalle (Lowe & Walker, 1997).

Tabla 1. Clasificación de los lagos de acuerdo a Håkanson & Jansson (1983), en Lowe & Walker, 1997.

1. Lagos tectónicos	a. Lagos formados por movimientos tectónicos. (ej. Mar Caspio) b. Lagos formados por inclinación, plegamiento o combamiento (ej. Sistema del Rift del Este de África)
2. Lagos volcánicos	a. “Maars”, lagos de calderas y cráteres (ej. Lago Cráter, Oregón) b. Lagos formados por bloqueo del drenaje por lava o detrito volcánico (ej. Lago Kivu, Mar de Galilea)
3. Lagos de avalancha	Lagos formados por deslizamientos de rocas, corrientes de barro y guijarros
4. Lagos glaciales	Gran variedad de lagos formados en sedimentos glaciares por derretimiento de hielo (lagos “kettle” o de marmita) o por impedimento del drenaje, detrás o entre depósitos glaciares (morenas, drumlins)
5. Lagos de solución	Solución de suelos calizos, otras rocas calcáreas, yeso y roca salina.
6. Lagos fluviales	Pozones aislados, lagos deltaicos, lagos de meandros (depresiones semilunares y albardones)
7. Lagos eólicos	Cubetas de deflación; lagos represados por sedimentos arrastrados por el viento.
8. Lagos costeros	Represados por material transportado por corrientes marginales; tómbolos y lagos en espiga
9. Lagos orgánicos	“Diques fitógenos” (bloqueo por vegetación; diques de castores); lagos coralinos.
10. Lagos antropogénicos	Llenado de diques y excavaciones (ej. Lake Mead, Arizona).
11. Lagos meteoríticos	Cráteres meteoríticos.

Según Iriondo (1989), los lagos patagónicos pueden clasificarse en:

1) **Lagos glaciales de la Cordillera Sur**: una serie de profundos lagos de origen glacial están localizados entre 39° y 54° S en los valles de la Cordillera Patagónica. La profundidad es frecuentemente mayor que 100 m, el régimen termal es monomítico cálido con estratificación termal directa en verano, y la termoclina es frecuentemente muy profunda, llegando a 30-40 metros. Son extremadamente transparentes debido a su condición oligotrófica o ultraoligotrófica (Modenutti et al., 1998).

2) **Depresiones cerradas Patagónicas**, dos tipos de depresiones cerradas son características de la Patagonia extraandina: *pequeñas depresiones*, son huecos someros de deflación, excavados en afloramientos de sedimentos blandos Terciarios, con un área media de 1 km² y entre 1-3 m de profundidad, y *extensas depresiones*, que están localizadas en bloques hundidos tectónicamente, sus áreas están en el orden de los cientos a poco miles de km². Los lagos están localizados en la parte más profunda de las depresiones y pocos de ellos constituyen ambientes lacustres permanentes.

1.3.2. Origen y tipo de sedimentos

Los procesos de sedimentación son ampliamente controlados por dos agentes, agua y viento. Así, los ciclos hidrológicos y de vientos juegan un papel muy importante en los regímenes de sedimentación. El agua es responsable en gran parte de la meteorización y descomposición de rocas ígneas, metamórficas y sedimentarias preexistentes. Pero la cantidad de sedimento producido no sólo depende de las precipitaciones, sino también de las condiciones de superficie, tipo de rocas expuestas y densidad de cobertura vegetal (Sengupta, 1994). La meteorización de las rocas puede ocurrir por acciones mecánicas (congelamiento-descongelamiento del agua o cristalización de sales solubles dentro de grietas y fisuras, acción abrasiva entre

partículas, entre otros), químicas (hidratación, hidrólisis, disolución, oxidación) y biológicas (acción de determinados organismos o de las raíces de plantas).

El agua y el viento son, además, los principales responsables de que las partículas sueltas así generadas sean puestas en movimiento y transportadas hacia los sitios de sedimentación. Los sedimentos que llegan a una cuenca pueden conservar la composición y textura de la roca de la que derivan, y reflejan el carácter original de la fuente. Además, las características texturales, mineralógicas y químicas de los sedimentos aportan información sobre el ciclo sedimentario, el clima, y el tipo y características de ambiente de depósito (Sánchez Zavala & Centeno García¹).

Los sedimentos lacustres, en base a su origen, pueden clasificarse en autóctonos, derivados de la producción orgánica dentro del lago, y alóctonos, originados por el lavado de material orgánico e inorgánico de la cuenca a la cual pertenece. En lagos ricos en nutrientes y alta productividad, es decir eutróficos, los sedimentos son predominantemente autóctonos. En cambio en los lagos pobres en nutrientes y baja productividad, oligotróficos, a menudo predominan los sedimentos alóctonos (Lowe & Walker, 1997).

1.3.3 Registros sedimentarios lacustres

La depositación de materiales sobre el fondo implica un transporte horizontal y otro vertical. El primero consiste en el arrastre de los sedimentos por los ríos y su distribución en el fondo de los lagos y embalses, y tiene importancia de interés geológico. El material que se deposita en dirección aproximadamente vertical tiene más importancia desde el punto de vista de la limnología ecológica, y consiste en material orgánico que previamente había sido puesto en suspensión con los movimientos del agua, a los que deben sumarse los materiales orgánicos e inorgánicos generados en el

¹ extraído de <http://geología.igeolcu.unam.mx>

mismo lago. En el conjunto de lagos donde se han obtenido datos cuantitativos, la sedimentación queda comprendida generalmente entre 60 y 300 g de materia orgánica seca por m² por año, que representa una fracción importante de la producción primaria, a lo que debe sumarse el material alóctono aportado por los ríos o disperso desde el litoral (Margalef, 1983).

Los sedimentos del fondo del lago, por mantenerse aislados de condiciones atmosféricas, como erosión, retrabajo, redepositación por acción de lluvias y vientos, ingresan al sistema y forman parte de la columna sedimentaria. Si estos depósitos quedan en el lugar como formadores, constituyen un registro histórico del lago (Welch, 1952). Así, la porción superior de un sedimento es un sistema ecológico muy activo; lentamente, a medida que se añaden por encima nuevas capas de materiales más recientes, el sedimento pierde reactividad, envejece y adquiere unas características que variarán poco con el paso del tiempo. El sistema ha pasado de “limnológico” a “geológico”. En este cambio, el sedimento conserva su estructura estratificada o rítmica, contiene minerales que pueden indicar condiciones precisas en el momento de su formación y, ordinariamente, conserva restos de organismos que vivieron en las aguas en las que se depositó el sedimento. (Margalef, 1983).

Por lo tanto, debido a que los sedimentos del lago son de grano fino, bien estratificados, y con presencia de materia orgánica, contienen valiosa información y tienen alta susceptibilidad de preservar y permitir el estudio del registro de la evolución paleoambiental de la zona. Esta condición representa una cronología, en la cual alternan cambios en la depositación, como consecuencia de las condiciones pasadas en la cuales se originó (Welch, 1952).

Muchos de los lagos que existen actualmente se han formado durante la última deglaciación pleistocénica (Wetzel, 1981). Por esta razón, el mayor énfasis de las

investigaciones en Paleolimnología está puesto en los sedimentos acumulados durante el Cuaternario tardío (particularmente durante la última Glaciación y el Holoceno – últimos 15.000 años-), debido a que estos son a menudo relativamente más accesibles y pueden ser muestreados ya sea por secciones o con muestreadores accionados manualmente. Como consecuencia de ello, son frecuentemente conocidos en mucho mayor detalle que aquellos depósitos más antiguos (Lowe & Walker, 1997).

1.3.4. Cronología lacustre

Las técnicas para establecer la edad de los sedimentos sobre la base de marcadores estratigráficos y los métodos que determinan el orden relativo de la antigüedad de rocas o fósiles, están siendo cada vez más usadas en investigaciones del Cuaternario. Sin embargo, los métodos más importantes para establecer la edad de eventos Cuaternarios probablemente siguen siendo las técnicas radiométricas e incrementales (Apéndice I), ya que ellas permiten que los eventos sean datados en años.

Los progresos para alcanzar un mayor grado de confiabilidad en la estimación de edades dependen de la réplica de los resultados de un determinado método, pero también, quizás más importante sea de la aplicación de más de una técnica de datación en una asociación fósil específica, horizonte estratigráfico o evento (Lowe & Walker, 1997).

Los sedimentos se depositan en capas o láminas. Muchas veces estas capas se depositan en forma regular y constante, dando lugar a una estratificación regular "varve". Un varve es una forma de estratificación anual (o interanual) que consiste en dos láminas, una formada en verano y otra durante el invierno. Los varves ocurren en depósitos arcillosos glaciales profundos de algunos lagos; en primavera-verano, como

el resultado del rápido derretimiento del hielo, las partículas más gruesas son depositadas en primer lugar en el fondo, dejando las partículas finas de arcilla en suspensión. Durante el invierno, cuando el lago está congelado, las partículas de arcilla suspendidas gradualmente, se depositan produciendo una lámina de arcilla que contrasta marcadamente con el estrato grueso de verano. También en algunos depósitos actuales de lagos, la variación estacional en la precipitación de CaCO_3 lleva al desarrollo de estratos claros de verano, los que alternan con estratos oscuros de invierno, ricos en humus orgánico.

Los varves proporcionan un medio de medición del tiempo (ver tabla I.1, apéndice I) implicado en el estrato del depósito y el establecimiento de cronologías para lagos (Welch, 1952).

También en los testigos verticales pueden verse estratos de ceniza volcánica denominados “tefras”. Estratos individuales de tefra pueden ser usados como marcadores horizontales cronoestratigráficos en tanto sus edades puedan ser identificadas y la composición química de sus vidrios sea suficientemente distintiva para permitir la diferenciación y correlación entre sitios (Toms et al., 2004). El principal valor de la estratigrafía de ceniza volcánica es proveer de isocronos (líneas de igual edad) entre diferentes sitios deposicionales para la construcción de marcos tefrocronológicos (Boygale, 1999)

La precisa identificación y correlación de las cenizas podrían ser particularmente útiles en la correlación de las secuencias sedimentarias y el establecimiento de una historia volcánica para el área. El desarrollo de sistemas confiables tefrocronológicos y tefroestratigráficos podría ser esencial en un área donde la datación es problemática (Ortega-Guerrero & Newton, 1998).

1.3.5. Paleoindicadores lacustres

Existe una amplia y diversa gama de indicadores que pueden brindar información sobre la historia del ambiente lacustre. Las propiedades físicas y químicas de los sedimentos pueden proveer valiosos datos sobre la naturaleza de los depósitos ambientales pasados y son, frecuentemente, útiles indicadores del clima y otros cambios ambientales.

A continuación, se reseñan muy brevemente algunos de los métodos que son comúnmente usados en la descripción y análisis de los sedimentos del Cuaternario (Lowe & Walker, 1997; Warwik, 1980; Wetzel, 1981; Margalef, 1983; Smeltzer & Swain, 1985; Charles et al., 1994):

Entre los parámetros que permiten la caracterización **física** de los sedimentos pueden destacarse el estudio de la granulometría o tamaño de grano, el índice de erosión, el contenido de agua, la densidad del sedimento y la susceptibilidad magnética². Estos parámetros proveen información acerca de la composición y textura de los sedimentos, dados por el material originario y modificados por los agentes de transporte y mecanismos de depositación. Asimismo, proveen información sobre la energía hidráulica en el sitio de depositación, los efectos de descomposición del material y las fuerzas de compactación (Gilli et al., 2005).

Un número considerable de herramientas **geoquímicas** está disponible para ser analizadas en sedimentos lacustres. Entre otras, pueden ser destacadas las siguientes:

² es la proporción de magnetización producida en una sustancia para la intensidad del campo magnético a la que ha sido expuesta. Variaciones en las asociaciones naturales magnéticas, serían reflejadas en las mediciones de susceptibilidad y han sido usadas para hacer inferencias acerca de procesos ambientales (Lowe & Walker, 1997).

- el análisis de componentes biogénicos (fósforo, nitrógeno, carbono y sílice) para reconstruir la historia de la carga de nutrientes, debido a que estos parámetros están relacionados con la actividad trófica o productividad (Bianchi et al., 1997, 1999),
- el uso de pigmentos fotosintéticos para inferir cambios pasados en la composición algal, y por lo tanto de la productividad (Bianchi et al., 1997, 1999),
- el análisis de elementos mayoritarios derivados de los suelos de la cuenca (Na, K, Mg, Al, Si, Ti, Fe, Ca, Mn) para inferir cambios en la intensidad erosional (Román-Ross et al., 2002),
- el análisis de metales traza (Mg, Sr) e isótopos estables (^{18}O , ^{13}C) en carbonatos biogénicos e inorgánicos para reconstruir la paleosalinidad y paleohidrología en ambientes lacustres cerrados (Schwalb et al., 2002).

El conjunto de **bioindicadores** que son usados en la reconstrucción histórica de hábitats acuáticos es variado. Entre los usados frecuentemente se encuentran:

- Polen

Los registros polínicos en sedimentos lacustres permiten hacer inferencias acerca de la historia de ese ecosistema particular. En aquellos sitios donde los diagramas de polen de una secuencia estratigráfica han sido analizados, es posible realizar un mapeo de los cambios en la vegetación a escala local y regional a través del tiempo.

El análisis del polen preservado en sedimentos lacustres permite identificar horizontes de sedimento asociados con conocidos cambios de vegetación, utilizándolos como marcadores.

Unidades estratigráficas de polen del Cuaternario también han sido útiles para investigar el impacto de las actividades del hombre sobre la vegetación y paisajes del Cuaternario tardío en muchas partes del mundo.

Actualmente, las respuestas de polen superficial (las que miden en forma cuantitativa la dependencia de patrones de vegetación a gran escala en relación con el clima), son consideradas una nueva y poderosa herramienta para la reconstrucción climática, su uso en modelos integrados del pasado climático global está comenzando a incrementarse (Markgraf et al., 1995; Bianchi et al., 1997, 1999; Mayr et al., 2005; Haberzettl et al., 2005).

- **Diatomeas**

Las paredes silíceas (frústulos) de diatomeas están usualmente bien preservadas en sedimentos lacustres, y son determinadas a nivel de especie. La ocurrencia de ciertas especies de diatomeas puede ser indicativa de condiciones de calidad del agua. Un análisis de diatomeas en un testigo sedimentario, podría reconstruir la historia del estado trófico de un lago en términos cualitativos.

El análisis de diatomeas ha provisto nuevos indicios dentro de un amplio rango de trabajos paleoambientales, tales como la reconstrucción de los cambios pasados en el nivel del lago, variaciones de la química del agua (salinidad y pH) y disturbios de ecosistemas lacustres por actividades humanas (Mayr et al., 2005).

- **Ostrácodos**

Los ostrácodos se han desarrollado con éxito desde el Cámbrico, expandiéndose desde ambientes marinos exclusivamente hasta colonizar la mayoría de ambientes acuáticos. Han abarcado un amplio rango de salinidad y condiciones de temperatura,

incluyendo lagos efímeros y lagunas. Muchas especies tienen preferencias ecológicas restringidas (oxígeno disuelto, temperatura, pH o sólidos disueltos), y son por lo tanto, útiles indicadores paleoambientales. La mayoría de las investigaciones estratigráficas han sido desarrolladas con ostrácodos marinos, aunque hay un incremento de trabajos sobre la ocurrencia estratigráfica y preferencias ecológicas de especies salobres y dulceacuícolas (Cusminsky, 1994; Cusminsky & Whatley, 1995,1996).

De este modo, un cuidadoso análisis de asociaciones de ostrácodos puede proveer información útil no sólo sobre la naturaleza del perfil del ambiente dulceacuícola y sobre la calidad del agua, sino también sobre paleoclimas.

El reciente desarrollo del análisis de la proporción isotópica (carbono y oxígeno) y contenido de elementos trazas en conchas de ostrácodos, ha provisto una base adicional para inferir ambientes pasados, y especialmente para diferenciar condiciones de temperatura y salinidad. Los niveles de paleosalinidad lacustre han sido también reconstruidos usando medidas de proporción de Mg y Sr en conchas de ostrácodos (Schwalb et al., 2002).

- **Quironómidos**

Los restos subfósiles de larvas de quironómidos son bien preservados en los sedimentos lacustres, permitiendo la reconstrucción de las asociaciones pasadas. La abundancia y composición de la comunidad de quironómidos cambia en respuesta a variaciones en la oferta de oxígeno, disponibilidad de alimento, temperatura, salinidad, acidez y régimen sedimentario. Por consiguiente, ellos son excelentes indicadores de cambios en la calidad del agua, las condiciones tróficas y el clima. Este hecho los hace potencialmente útiles para reconstrucciones paleoambientales del Cuaternario (ver capítulo 2).

Este trabajo paleolimnológico se centra en el estudio de quironómidos subfósiles, especialmente del Holoceno tardío -últimos 200 años- período donde es posible registrar tanto eventos naturales como la influencia antrópica en la zona de estudio.

1.4. OBJETIVOS PLANTEADOS

El **objetivo general** del presente trabajo es el estudio comparativo de los quironómidos subfósiles y recientes en sedimentos lacustres a lo largo de un eje espacio-temporal en ambientes de la región andino-patagónica, y determinar la influencia que han tenido los eventos paleoambientales naturales y artificiales sobre estas comunidades.

En este trabajo, asimismo, se llevaron a cabo otros análisis (materia orgánica y sílice biogénica), con el fin de comparar resultados y lograr una mejor interpretación de los cambios observados en las comunidades de quirónomidos e intentar, entonces, explicar/inferir condiciones pasadas en los ambientes estudiados.

Se plantearon los siguientes **objetivos particulares**:

1 - *Investigar la estructura de las comunidades de quironómidos recientes a escala espacial en ambientes distribuidos a lo largo de un gradiente climático-ambiental.*

Con el objetivo de comparar las comunidades de quironómidos recientes en ambientes lacustres del NO de Patagonia, se seleccionaron ambientes disímiles en

gradientes de altura y precipitaciones. En la zona altoandina, se seleccionó el lago Tonček; en la zona de bosque mixto, los lagos Morenito y El Trébol, y en la zona de estepa, la laguna El Toro. Se compararon las comunidades del estrato más superficial de los testigos sedimentarios, que según las tasas promedio de sedimentación obtenidas incluyen entre los últimos 5-10 años.

2 - Analizar los quironómidos subfósiles a escala temporal a partir de testigos sedimentarios obtenidos de los mismos ambientes mencionados en el punto anterior.

Con el fin de observar la existencia de cambios en las comunidades de quironómidos a través del tiempo, se extrajeron testigos sedimentarios cortos de los ambientes lacustres mencionados abarcando los últimos 150-200 años. Mediante el fechado es posible evidenciar si eventos naturales y/o antrópicos conocidos son coincidentes con cambios en las comunidades de quironómidos.

3 - Comparar los ambientes en base a los parámetros ecológicos de las comunidades (diversidad, tasa de recambio, abundancia) y relacionarlos con eventos naturales y antrópicos ocurridos en el tiempo.

Se obtuvieron índices de diversidad, equitatividad y abundancia de las asociaciones de quironómidos, de cada nivel de los testigos sedimentarios extraídos de cada ambiente, con el propósito de comparar dichas asociaciones a través del tiempo y entre ambientes.

4 - Comparar los resultados obtenidos de quironómidos subfósiles con los resultados de otros paleoindicadores estudiados (materia orgánica y sílice biogénica).

Se obtuvieron materia orgánica y sílice biogénica en los testigos sedimentarios, dado que permiten determinar indirectamente la producción

primaria pasada del sistema. Por ello resulta de interés comparar estos resultados con los resultados obtenidos del estudio de las comunidades de quironómidos en el mismo período.

2. CHIRONOMIDAE: ASPECTOS BIOLÓGICOS Y PALEOLIMNOLÓGICOS

2.1 Introducción

La familia Chironomidae es un grupo de insectos dípteros los cuales se distribuyen en todas las regiones zoogeográficas del mundo, incluyendo la Antártida. Los estados inmaduros de la mayoría de las especies se encuentran en ambientes dulciacuícolas, si bien se conocen especies terrestres, marinas y de aguas salobres (Ashe et al., 1987). La familia incluye alrededor de 5.000 especies conocidas (Brooks, 2003), representando menos del 45 %, de las 12.000-20.000 que se estima que existen (Ashe et al., 1997, Coffman & Ferrington, 1996).

Los estados inmaduros de varias especies de quironómidos han explotado ambientes con condiciones extremas de temperatura, pH, salinidad, profundidad, velocidad de la corriente y productividad (Cranston, 1995), por lo que son útiles indicadores biológicos.

De esta manera, las larvas de quironómidos presentan atributos únicos para el desarrollo de investigaciones paleolimnológicas, siendo: (1) *estenotópicas*, es decir que presentan óptimos ecológicos estrechos; (2) *ubicuas*, ya que ocurren en prácticamente todos los biotopos acuáticos; (3) *abundantes*, entre los macroinvertebrados bentónicos sólo los oligoquetos son más abundantes (4) *identificables*, las cápsulas cefálicas fuertemente quitinizadas se preservan en buenas condiciones en la mayoría de los sedimentos lacustres, permitiendo la determinación de la mayoría de los especímenes al menos a nivel genérico, lo cual es suficiente para hacer inferencias ecológicas desde una asociación de quironómidos subfósiles; (5) *gran riqueza específica*, es decir que un elevado número de taxa está presente en los

sedimentos lacustres, lo cual hace a la asociación extremadamente sensible a un cambio ambiental; (6) *complementarias*, ya que las inferencias trazadas a partir de la respuesta de los quironómidos puede complementar la información inferida por otros indicadores y por último, (7) *sensibles*, debido a que los ciclos de vida son relativamente cortos y los adultos alados tienen la capacidad de moverse fácilmente de un sitio a otro, la respuesta de los quironómidos a un cambio ambiental es efectivamente instantánea dentro de la resolución de muestra de la mayoría de los estudios paleoecológicos (Brooks, 2003).

2.1.1. Ciclo de vida

Los quironómidos son insectos holometábolos que se desarrollan a partir de un huevo, pasan por una serie de cuatro estadios larvales antes de empupar y finalmente emergen como un insecto adulto (Walker, 2001).

El ciclo de vida comienza con una puesta de huevos envuelta en una masa gelatinosa, el primer estadio larval es típicamente planctónico y su crecimiento concluye con la primera ecdisis (reemplazo del exoesqueleto). Tres estadios larvales más, con episodios de crecimiento y ecdisis, completarán el desarrollo hasta llegar a la pupa. Estos tres estadios larvales (2º, 3º y 4º) son mayormente bentónicos, hallándose en cualquier tipo de sustrato litoral o profundo. Las larvas se desarrollan generalmente dentro de un tubo, salvo las tanipodinos que se caracterizan por tener larvas predadoras que se deslizan libremente sobre el sustrato en busca de alimento (Paggi, 1998).

Durante el cuarto estadio larval (pre-pupal), los segmentos torácicos se muestran marcadamente agrandados y con una ecdisis, el insecto se transforma en una pupa. Las pupas de Tanypodinae y Podonominae nadan libremente, a diferencia de las restantes subfamilias que yacen dentro de un tubo construido con secreciones salivales

y materia particulada. Luego de unos días, la pupa migra a la superficie del agua, donde la cutícula dorsal torácica se rompe, permitiendo la emergencia del adulto. Las alas y el pequeño tamaño permiten a los adultos dispersarse para colonizar nuevos hábitats. Los adultos forman enjambres y vuelan próximos a los cuerpos de agua para lograr el apareamiento y completar el ciclo de vida (Paggi, 1998).

En los quironómidos, el ciclo de vida completo (figura 2) es de una duración muy variable. La mayoría de las especies tropicales son multivoltinas (completando varias generaciones en un año), mientras la mayoría de los taxa que habitan zonas templadas son uni o bivoltinos (Walker, 2001). En el Lago Escondido, ambiente próximo a los lagos estudiados en la zona de bosque mixto, Morenito y El Trébol, la situación más frecuente es la presencia de especies uni o bivoltinas (Añón Suárez, 1997); coincidiendo con lo esperable para una región de clima templado.

2.1.2. Aspectos ecológicos de las larvas de Chironomidae

Un enfoque ampliamente usado para la clasificación ecológica de los quironómidos y otros insectos acuáticos está basado en grupos funcionales de alimentación. Este enfoque clasifica a los organismos basándose en su modo de alimentarse, por ejemplo las adaptaciones morfo-comportamentales para la adquisición del alimento. Los insectos acuáticos, dentro de un grupo funcional alimenticio, a menudo ingieren una variedad de ítems de diferentes categorías de alimento. Esto ha llevado a ver que, en general, muchos de los insectos acuáticos son omnívoros oportunistas. Basados en la forma de alimentarse de las larvas, los quironómidos pueden ser agrupados en seis categorías generales: recolectores, filtradores, raspadores, desmenuzadores, engullidores y horadores (Berg, 1995).

Dado los diferentes modos de alimentarse exhibidos por los quironómidos, no es sorprendente que estos insectos también ingieran una amplia variedad de alimentos. Aunque las dietas pueden cambiar con la madurez de las larvas o debido a los cambios

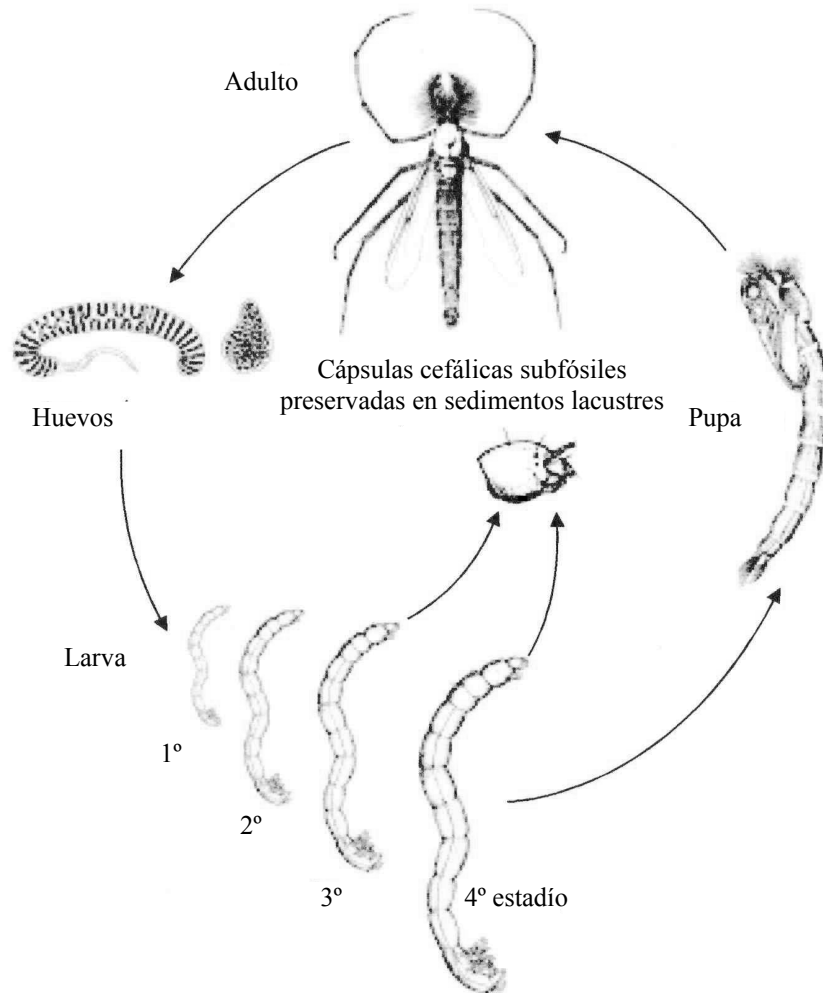


Figura 2. Ciclo de vida (Brodersen & Anderson, 2000).

estacionales en la disponibilidad de alimentos, se puede considerar que los quironómidos ingieren cinco categorías de alimento: algas, detritos asociados con microorganismos, macrófitas, restos de madera e invertebrados.

Un comportamiento ampliamente estudiado relacionado a la alimentación de quironómidos es la construcción de tubos. La habilidad para construir tubos disminuye el riesgo de predación por vertebrados e invertebrados y podría minimizar su arrastre

por las corrientes. Las larvas de quironómidos utilizan secreciones salivales para fijar detritos, diatomeas, algas filamentosas, musgos, hojas o granos de arena en sus refugios casi cilíndricos. La construcción del tubo se inicia en el primer o segundo estadio larval y el mecanismo de construcción varía considerablemente dependiendo de las especies (Berg, 1995).

Tres tipos básicos de tubos han sido reconocidos en ambientes lacustres. En sedimentos someros, las larvas construyen tubos horizontales abiertos en sus extremos. En sedimentos profundos, predominan tubos en forma de J y de U. Los tubos en forma de J, son sellados en su extremo distal y son considerados tubos en U jóvenes, en proceso de construcción. Los diferentes tipos de tubos imponen modos característicos de alimentación. Los constructores de tubos horizontales o en forma de J son recolectores, si bien los primeros también pueden ser filtradores. Las larvas que construyen tubos en forma de U son primariamente filtradoras. Esto ha sugerido que el hecho de que algunos tubos en forma de J no progresen a la forma de U reduce la competición por el alimento.

Las ondulaciones del cuerpo impulsan el agua a través del tubo, abasteciendo de oxígeno y sacando los metabolitos y el dióxido de carbono. La frecuencia de ondulación incrementa con la disminución de la concentración de oxígeno, hasta un punto por debajo del cual cesa toda actividad (Pinder, 1995).

Junto a la diversidad ecológica los quironómidos debieron desarrollar una serie de habilidades fisiológicas para tolerar ambientes extremos. Tal vez la más conocida es la capacidad de tolerar reducidos niveles de oxígeno disuelto, hasta la anoxia ocasional, debido a que ciertas larvas de quironómidos poseen hemoglobina. La hemoglobina de los quironómidos tiene una alta afinidad por el oxígeno. Las larvas pueden saturar su hemoglobina ondulando sus cuerpos dentro de sus tubos sedosos o

dentro de excavaciones en el sustrato, permitiendo que el agua rica en oxígeno fluya sobre la cutícula. El pigmento respiratorio permite liberar más rápidamente el oxígeno que cuando es obtenido sólo por difusión. La hemoglobina sólo está presente en ciertas larvas de Tanypodinae (no en Pentaneurini), todos los Chironomini y ciertos géneros de Orthoclaadiinae (Cranston, 1995).

Armitage et al.(1995) aportan un completo trabajo sobre biología y ecología de la Familia Chironomidae.

2.1.3. Restos quitinosos de quironómidos en sedimentos lacustres

En sedimentos lacustres, son muy abundantes las cápsulas cefálicas que se desprenden durante la ecdisis del tercer y cuarto estadíos larvales y los restos de los organismos que mueren como larvas. Debido a la preservación diferencial, los restos de los estadíos tempranos son menos abundantes. Se ha demostrado que la quitina de las cápsulas cefálicas del primer y segundo estadíos es reabsorbida antes de la ecdisis. Los cuernos torácicos pupales y los hipopigeos de adultos también han sido registrados en sedimentos, pero son mucho menos comunes que las cápsulas cefálicas (Walker, 2001).

2.2. Breve reseña de quironómidos como Paleoindicadores.

Gracias a la diferente capacidad de resistencia de las distintas especies de quironómidos a la baja concentración de oxígeno disuelto en el agua, este grupo de organismos ha sido utilizado para la clasificación de los lagos de acuerdo a su estado trófico. Los trabajos de base desarrollados en este sentido son los de Thienemann (1913, 1915, 1922, 1931) y más tarde los de Brundin (1958, 1966). En particular Thienemann describe como ambientes “poco productivos” (oligotróficos) y

“productivos” (eutróficos) aquellos en los cuales se observa la dominancia de Tanytarsini y Chironomini, respectivamente.

En sus trabajos, Brundin propone una clasificación de lagos basada en la composición de la fauna profunda de quironómidos y la concentración mínima de oxígeno hipolimnético. Según este autor la concentración de oxígeno en la interfase agua-sedimento es el principal factor limitante en determinar la distribución de los quironómidos en el sedimento.

En contraposición a Brundin, Saether (1979) y Warwick (1975) destacan que la disponibilidad de alimento es el factor limitante responsable de la distribución de los quironómidos, más que el estado de oxigenación del agua. El trabajo de Warwick (1980) en el lago Ontario (Canadá) demuestra que la composición y abundancia relativa de especies de quironómidos varía principalmente en función del alimento, de la temperatura, de la velocidad de sedimentación y de la composición del sedimento y, secundariamente, de la disponibilidad de oxígeno.

Recientemente se han formulado hipótesis acerca de la posibilidad de utilizar la presencia de restos fósiles de quironómidos como indicadores de cambio climático. Brundin (1958) hipotetizó que la productividad del lago se debía en parte al clima, y demostró como la temperatura aumenta la actividad biológica, determinando una mayor producción. Más adelante y siguiendo con la teoría de Brundin, Hofmann (1978, 1983), Walker & Mathewes (1987a, b), Walker, (1990) y Smol et al. (1991) muestran como los cambios sucesivos en las comunidades de quironómidos se correlacionan con las variaciones climáticas del período Pleistoceno tardío/Holoceno. En estos trabajos se observa el desplazamiento de las especies estenotérmicas frías de la zona litoral hacia la zona profunda, o su desaparición cuando la profundidad del agua no es suficiente para proteger estos organismos. Sin embargo, según Warwick

(1980; 1989) la variación observada en la composición de quironómidos de dicho período, se debe a un cambio en la velocidad de sedimentación y en la composición del sedimento (química y/o granulométrica) más que a una variación climática.

A partir de las últimas décadas del siglo 20, se comenzaron a realizar una serie de trabajos utilizando los restos fósiles de quironómidos en sistemas lacustres como bioindicadores. Hofmann (1986), Walker (1987, 1995, 2001) e Il'yashuk & Il'yashuk (2004) reseñan la gran variedad de trabajos sobre el tema, describiendo reconstrucciones de condiciones ambientales pasadas basadas en el análisis de los restos de quironómidos:

Temperatura

Los quironómidos responden rápidamente a cambios en las condiciones ambientales durante los períodos de deglaciación, así como durante calentamientos y enfriamientos perceptibles en otros períodos del Holoceno. Esta respuesta incluye abruptos cambios en la diversidad como en la abundancia relativa de taxa termófilos. La mayoría de los miembros de la tribu Chironomini (subfamilia Chironominae) están adaptados a ambientes templado-cálidos, mientras las subfamilias Orthoclaadiinae y Diamesinae tienden a dominar en lagos árticos y alpinos. (Walker & Mathewes, 1989; Walker, 1995; Walker et al., 1991, 1997; Lotter et al., 1998, 1999; Olander et al., 1997, 1999; Larocque et al., 2001; Brooks, 2000).

Salinidad

La salinidad del agua es considerada un factor abiótico importante para los organismos acuáticos y sus cambios son un buen indicador de cambio climático (balance evaporación-precipitación) y otros cambios en el pasado geológico (transgresiones marinas). Se ha observado que *Cricotopus* van der Wulp/*Orthocladius*

van der Wulp domina en lagos con salinidad $>10 \text{ g.L}^{-1}$, mientras *Chironomus* Meigen, *Procladius* Skuse, *Psectrocladius* Kieffer y la tribu Tanytarsini son comunes en aguas con menor salinidad (Walker et al., 1995). Entre los estudios que relacionan las asociaciones fósiles con la salinidad del sistema, se destacan: Hofmann (1987), Verschuren (1994) y Heinrichs et al. (1997, 1999, 2001)

Productividad

El incremento en la productividad lacustre causa un déficit de oxígeno en la zona profunda, transforma las cadenas tróficas y aumenta la tasa de sedimentación. El resultado es la disminución en la abundancia de restos de quironómidos en los sedimentos lacustres, donde desaparecen taxa estenobióticos como *Heterotrissocladius* Spärck, *Micropsectra* Kieffer y *Paracladopelma* Harnisch, y aumentan los taxa euribióticos como *Chironomus* y *Procladius* (Little & Smol, 2001; Quinlan & Smol, 2001). Así, Brodersen & Lindegaard, (1997, 1999), Lotter et al. (1998) y Brooks et al. (2001) estudiaron la productividad pasada a partir de los quironómidos fósiles. En otros trabajos se infieren las condiciones pasadas de anoxia hipolimnética (Quinlan et al., 1998; Clerk et al., 2000; Little et al., 2000) como también el impacto antrópico (Carter, 1977; Wiederholm & Eriksson, 1979; Warwick, 1980; Brodin, 1982; Kansanen, 1985; Massaferro et al., 2005a).

Fluctuaciones en el nivel del agua

Las fluctuaciones en el nivel del agua en lagos han sido consideradas especialmente útiles para entender las dinámicas climáticas pasadas. Cambios en el nivel del lago pueden influir en la proporción de las zonas litoral y profunda, causando cambios en la composición y distribución de las asociaciones litorales y profundas de quironómidos. Así, la posibilidad de que los niveles de agua pasados puedan ser

reconstruidos desde registros de asociaciones de quironómidos ha sido de interés en recientes trabajos (Hofmann, 1998; Korhola et al., 2000; Massaferro & Brooks, 2002).

Acidificación

Desde fines del siglo XX, la “lluvia ácida” generada por la polución industrial y la consiguiente acidificación de muchos lagos, se ha tornado en un serio problema en el Hemisferio Norte. En muchos estudios, el efecto de la acidificación de un cuerpo de agua sobre la asociación de quironómidos incluye un incremento de taxa tolerantes a bajo pH, como *Psectrocladius*, *Zalutschia* Lipina, *Zavrelia* Kieffer (Henrikson et al., 1982; Johnson et al., 1990; Olander, 1992; Guilizzoni et al. 1996).

La gran mayoría de las investigaciones paleoecológicas basadas en quironómidos fueron realizadas en América del Norte y en el norte de Europa (Walker, 2001). Sin embargo, en los últimos años hubo un rápido crecimiento de este tipo de investigaciones en África (Verschuren, 1994; Verschuren et al., 1999, 2000, 2004), América del Sur (Massaferro, 1994, 2000; Ariztegui et al., 1997; Massaferro et al., 2005a, b), Australia y Nueva Zelanda (Schakau, 1990) y la región Mediterránea (Guilizzoni et al., 1992; Lami et al., 1994)

2.2.1. Chironomidae en Patagonia Argentina

El trabajo de Edwards (1931) puede ser considerado la primera contribución taxonómica de la fauna de Patagonia y sur de Chile, identificando 80 especies. Posteriormente Brundin (1958) introduce un modelo de la tipología o clasificación de los lagos sudamericanos sobre la base de la fauna bentónica profunda, y en 1966 aporta su valiosa monografía sobre las subfamilias Podonominae y Aphroteninae y el grupo Heptagyiæ (Diamesinae).

Reiss (1972) realiza una revisión de la tribu Tanytarsini en Patagonia y sur de Chile. Y recientemente Paggi (1998) reseña en forma exhaustiva los trabajos sobre la familia Chironomidae en Argentina, enfatizando que aunque en los últimos años se ha avanzado en el conocimiento de esta familia, aún falta ahondar en el estudio tanto taxonómico como ecológico de este grupo, dada su importancia como indicador biológico (Paggi, 1999).

Cabe destacar, entonces, la ardua labor de Paggi (1975, 1977a, b, 1978, 1984, 1985, 1987, 1992, 1993a, b) y Paggi & Añón Suárez (2000), en cuanto a sus contribuciones taxonómicas, su trabajo para introducir al conocimiento de los taxa de Chironomidae más conocidos en nuestro país (2001) y los trabajos de Añón Suárez (1991, 1997, 2002) sobre ciclos de vida y producción secundaria de taxa del lago Escondido.

En cuanto a trabajos sobre quironómidos en Paleolimnología, en Patagonia Argentina se cuenta con escasa y muy reciente información, habiéndose publicado hasta el momento, trabajos que muestran la relación de este grupo de insectos con los cambios ambientales ocurridos durante la transición Pleistoceno/Holoceno (Massaferro, 1994, Ariztegui et al., 1997; Bianchi et al., 1999, Massaferro, 2000) y trabajos que enfatizan en la importancia de las comunidades bióticas fósiles en estudios de diversidad y estabilidad del ecosistema como un componente fundamental de conexión entre la dinámica actual y la pasada (Massaferro & Corley, 1997; Corley & Massaferro 1998, Massaferro et al 2005a).

3. ÁREA DE ESTUDIO

3. 1. Caracterización general de Patagonia Argentina.

3.1.1. Clima

El extenso territorio de Patagonia, en el sur de Argentina, se extiende aproximadamente desde los 37° S, al sur del río Colorado, hasta los 55° S (del Valle, 1998) (figura 3a).

Desde el punto de vista climático, la Patagonia puede ser definida como una región templada o templada fría. Una característica del patrón de temperatura es la distribución de las isothermas NO-SE, determinado principalmente por la presencia de los Andes. Los rangos de temperaturas medias anuales desde 12° C en la parte noreste a 3° C hacia el sur. La temperatura media del mes más frío (julio) es mayor que 0° C en toda la Patagonia extra-andina. En Patagonia, la amplitud térmica varía entre 16° C en el centro–norte de Río Negro y 5° C en el extremo sur de la región (Paruelo et al., 1998).

Los fuertes vientos del Oeste constituyen uno de los rasgos climáticos característicos de la región (León et al., 1998). Los Andes juegan un rol crucial en la determinación del clima de Patagonia. La distribución Norte-Sur de las montañas impone una importante barrera para las masas de aire húmedo provenientes del océano Pacífico (Paruelo et al., 1998). La Cordillera de los Andes comienza a perder altura al sur de los 34° de latitud y sumándose el hecho de estar cortada por valles transversales, permite que el anticiclón del Pacífico ejerza su influencia y las masas de aire de ese origen penetren en el territorio patagónico como vientos del Oeste y Suroeste. Al interactuar con los Andes, las masas de aire se elevan, se condensan y dan origen a precipitaciones muy abundantes en el sector occidental, en una estrecha franja, presentando un marcado gradiente pluviométrico hacia el Este. Estos vientos en su

avance hacia el este, se empobrecen de humedad, pasando sobre la meseta patagónica casi absolutamente secos, lo que explica las bajas precipitaciones de este sector del territorio (Conti, 1998).

El movimiento estacional de los sistemas de baja y alta presión y las corrientes oceánicas ecuatoriales determinan los modelos de precipitación. Durante el invierno el sistema de baja presión subpolar es más intenso. Esta situación, combinada con el desplazamiento hacia el Norte del sistema de alta presión ecuatorial del Pacífico y con temperaturas oceánicas que son más altas que las temperaturas continentales, llevan a un incremento en la precipitación durante esta estación (46% de la precipitación anual), originando un régimen de tipo mediterráneo, con concentración invernal de las lluvias en todo el sector cordillerano. Las partes noreste y sur de la región son afectadas adicionalmente por masas de aire provenientes del océano Atlántico. Esta influencia atlántica resulta en una más uniforme distribución de las precipitaciones estacional en esta parte de Patagonia. Los modelos de circulación general, la influencia de las masas de aire del Pacífico y la barrera topográfica paralela a la costa del Pacífico resulta en un fuerte gradiente de precipitación oeste-este a través de la región. Desde los Andes y hacia el este la precipitación anual total decrece exponencialmente (Paruelo et al., 1998).

Las precipitaciones son máximas en la zona andina, donde llegan a superar los 2000 mm. En la parte central de la Patagonia extrandina la precipitación anual alcanza los 125 mm en el centro-este y los 500 mm en la parte occidental, y se concentra en los meses más fríos del año (abril a septiembre) (León et al., 1998).

La distancia desde los Andes explica el 94% de la variabilidad espacial de la precipitación media anual. En el sector noroeste, en los primeros 60 km desde la

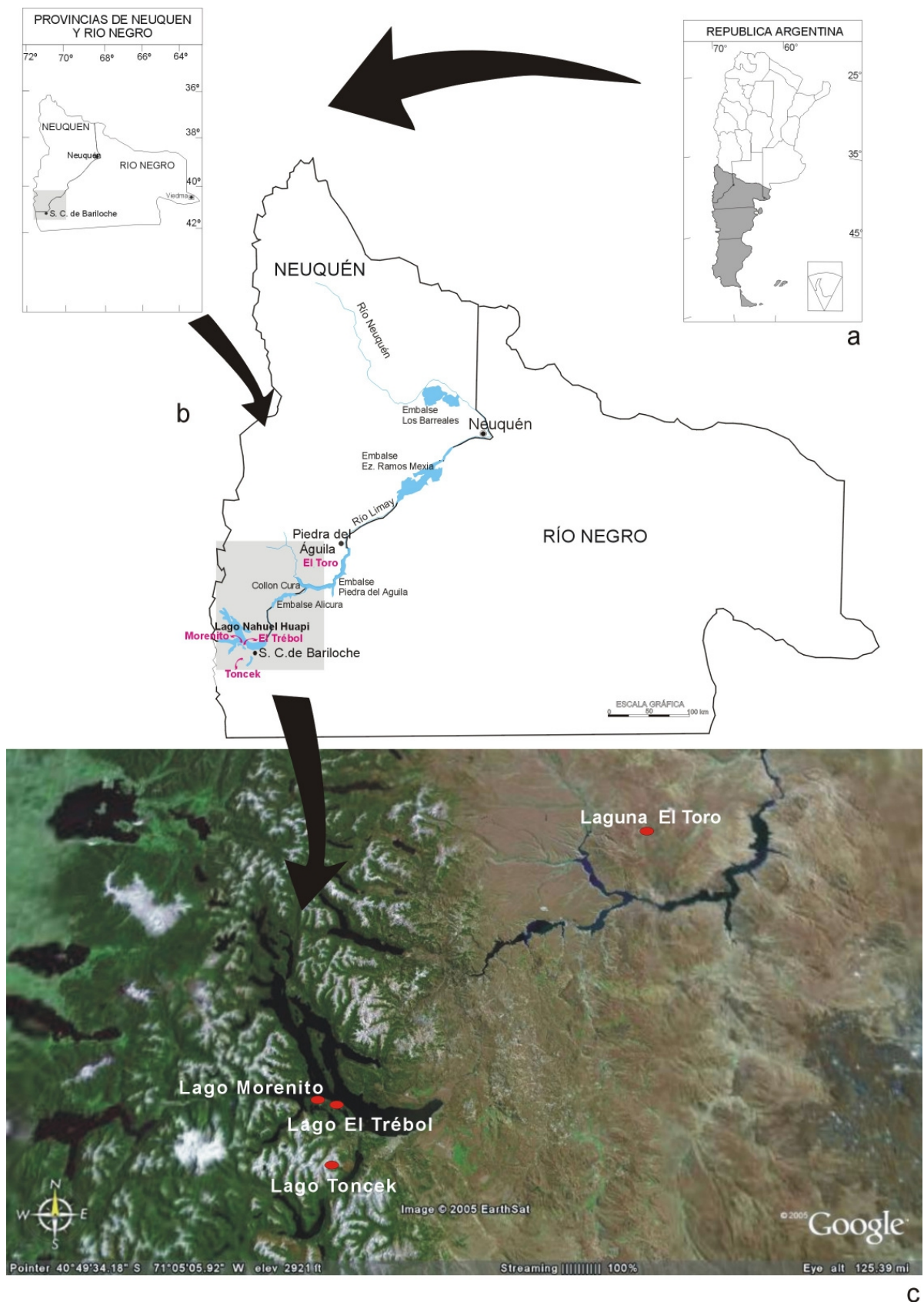


Figura 3. Ubicación del área de estudio.

- a) Mapa de Argentina marcando la región Patagónica.
- b) Mapa de las Pcias. de Neuquén y Río Negro.
- c) Foto satelital del área de estudio, indicando los lagos estudiados.

cordillera, la precipitación anual decrece en el orden de 7 mm por km hacia el este (Paruelo et al., 1998). De esta manera, se pasa rápidamente (en menos de 100 km) de un régimen hiperhúmedo a las condiciones de desierto que dominan en la región (Scoppa, 1998).

3.1.2. Vegetación

La disminución de las precipitaciones desde el oeste hacia el este determina un gradiente de tipo de vegetación: bosque, estepa graminosa, estepa arbustivo-graminosa, estepa arbustiva y erial (León et al., 1998).

Desde el punto de vista fitogeográfico se distinguen en la Patagonia cuatro provincias: 1) la Subantártica con bosques dominados por el género *Nothofagus*, 2) la del Monte constituida por estepas arbustivas de *Larrea sp.*, 3) la Altoandina por gramíneas xerófilas y las dicotiledóneas rastreras o en cojín y 4) Patagónica, con estepas herbáceas arbustivas y semidesiertos (Cabrera & Willink, 1980).

En el territorio argentino, el bioma boscoso subantártico ocupa una franja relativamente angosta y comprende: selvas, en sitios con más de 2000 mm/año, bosques caducifolios, entre 2000 y 1000 mm, y matorrales con estepas en mosaico entre los 1000 y 500 mm, fisonomías asociadas a las estribaciones andinas (León et al., 1998).

A continuación, se caracteriza la vegetación de cada zona, donde se encuentran los ambientes lacustres estudiados.

3.2. Caracterización de la zona de estudio

La zona de estudio abarcó una franja al Noroeste de Patagonia, entre 40° 20' y 41° 12' S y entre 70° 20' y 71° 33' O (figura 3b), la cual se caracteriza por un fuerte

gradiente decreciente de altura y precipitaciones, desde los bosques andinos-patagónicos hasta la región de estepa en pocos kilómetros.

Se seleccionaron lagos someros situados en tres diferentes ambientes: (i) zona altoandina: Lago Tonček; (ii) zona de bosque mixto: Lagos Morenito y El Trébol y (iii) zona de estepa arbustivo-graminosa: Laguna El Toro. Los tres primeros ambientes se encuentran dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi, y el último se encuentra al NE del mismo.

Estos ambientes poseen vegetación característica proporcionada por los gradientes de altura y precipitación.

3.2.1. Zona altoandina

El trabajo de Ferreyra et al. (1998) realizado en otros Cerros, aunque no en el Catedral, a lo largo de una transecta oeste-este a los 41° de latitud Sur, menciona una comunidad dominada por *Gaultheria pumila* (L.f.) D.J. Middleton (chaura) y *Baccharis magellanica* (Lam.) Pers. (mosaiquillo) entre los 1600 y 1900 m s.n.m., por lo que podría estar mayormente representada esta comunidad en la zona del Cerro Catedral, donde se encuentra el Lago Tonček.

El bosque de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (lenga) ocupa el piso forestal superior que se desplaza altitudinalmente, encontrándose su límite inferior aproximadamente a los 1000 m s.n.m. En el límite superior, aproximadamente a 1700 m s.n.m., se encuentra una estrecha franja de bosque de *N. pumilio* achaparrado, "krummholz". La zona de vegetación altoandina se encuentra generalmente esparcida por encima de ese límite (Ferreyra et al., 1998).

Debido al hecho que el concepto de "límite superior del bosque de montaña" o "timberline" no está muy bien definido (Dimitri, 1972), el ambiente lacustre estudiado

se encontraría justo en esta zona transicional entre los últimos árboles y la vegetación altoandina, aunque en un perfil transversal realizado en el paralelo 41° S, Dimitri (1972) señala el límite superior del bosque aproximadamente a 1550 m s.n.m.

Lago Tonček.

El lago Tonček (41° 12' S 71° 29' O) se encuentra en el Cerro Catedral (Provincia de Río Negro) a 1700 m s.n.m., con una superficie de 1 ha y 12 m de profundidad máxima (Tartarotti et al., 2004) (figura 3.1). El lago es dimíctico, ya que se mantiene congelado en otoño e invierno y presenta estratificación directa en verano, observada en un estudio realizado en 1992, registrándose, en la época estival de ese año, la mayor temperatura 19,5 °C en superficie y 13,5 °C a 10 m. (Modenutti & Guerrero, 1992).

Trabajos recientes realizados en este ambiente muestran muy bajos valores de clorofila a 0,20 mg.m⁻³, feofitina 0,0 mg.m⁻³, material particulado 0,58 g.m⁻³, materia orgánica disuelta (COD) 0,49 g.m⁻³ y conductividad 12,3 µS.cm⁻¹. (Tartarotti et al., 2004; Morris et al., 1995)

3.2.2 Zona de bosque mixto

El bosque de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. - *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic.Serm. & Bizzarri constituye una faja que corre limitada al occidente y en altura por *Nothofagus pumilio* y al oriente por los esclerófilos. Prácticamente se extiende desde el nivel de los lagos hasta los 1100-1200 m s.n.m. (Roig, 1998).

El estrato dominante está ocupado por *Nothofagus dombeyi* (coihue), que se encuentra en las faldas andinas desde los 38° 30' S a los 43° 40' S y alcanza los 20-30 m, a veces 40 m de altura; en el segundo estrato, *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la

cordillera) puede estar acompañado por *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diles ex J.F. Macbr. (radal), y el tercero está constituido por arbustos altos o pequeños árboles de *Schinus*

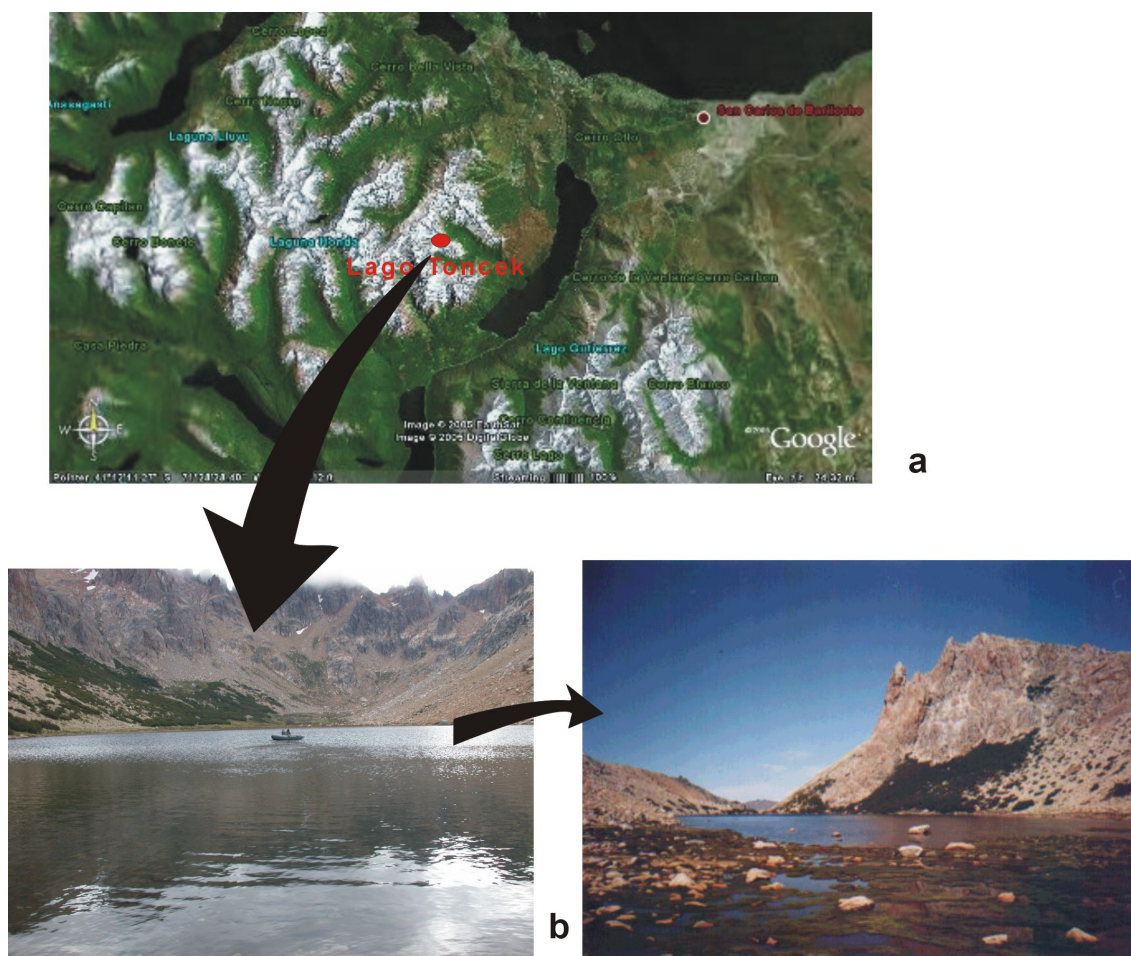


Figura 3.1. Lago Tonček

- a) Foto satelital del Cerro Catedral, donde se encuentra el lago.
- b) Vista panorámica del lago.

patagonicus (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera (laura), *Maytenus boaria* Molina (maitén), *M. chubutensis* (Speg.) Lourteig & O'Donnell & Sleumer (chaurilla), *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz (magui), *Maytenus disticha* (Hook.f.) Urb. (maitén chico), *Berberis darwinii* Hook. (michai), y *B. linearifolia* Phil. (michai chileno), entre otros. En lugares algo abiertos puede verificarse la presencia de *Fuchsia magellanica* Lam. (chilco, aljaba), y en ocasiones puede estar ocupado por densos cañaverales de *Chusquea culeou* Desv. (caña colihue) (Roig, 1998).

En esta zona se encuentran emplazados dos de los lagos estudiados: Lago Morenito y Lago El Trébol

Lago Morenito

El lago Morenito (41° 05' S y 71° 03' O) se encuentra a 25 km de la ciudad de Bariloche (Provincia de Río Negro). Este lago se encuentra a 760 m s.n.m., tiene una superficie de 1,04 km² y una profundidad máxima de 15 m (figura 3.2).

Se trata de un lago pequeño y somero, originado por el cerramiento de un brazo del lago Moreno Oeste en la década del '60. Está rodeado por zonas inundables vegetadas, en particular por *Schoenoplectus californicus* (C.A. Meyer) Soják y *Potamogeton linguatus* Hagstr.; cuando el nivel del agua es apreciablemente alto, el Lago Morenito se comunica con el lago Moreno Oeste.

El régimen es polimíctico frío, aunque eventualmente se congela en inviernos muy duros (Modenutti & Pérez, 2001). Durante el trabajo realizado por Macchi et al. (1999) entre 1989-1993, se registraron valores de conductividad (68 µS.cm⁻¹) y de disco de Secchi (4 m), mientras que la concentración de oxígeno disuelto llega a niveles de saturación en toda la columna de agua (Modenutti & Pérez, 2001).

Lago El Trébol

El lago El Trébol (41° 3' S y 71° 31' O) está ubicado a 18 km al oeste de la ciudad de San Carlos de Bariloche. El lago se encuentra a 764 m s.n.m., tiene una superficie de 0,3 km² aproximadamente y una profundidad máxima de 12 m (Tartarotti et al., 2004, Balseiro et al., 1997) (figura 3.2).

Es un lago con régimen monomíctico cálido, y tiende a ser dimíctico por congelamiento en inviernos muy severos. La estratificación directa ocurre durante diciembre, con una termoclina a 5-6 m (Balseiro et al., 1997). En el mismo estudio

realizado durante diciembre de 1995 y enero y febrero de 1996, la transparencia medida por el disco de Secchi fue de 5 m en diciembre, 7 m en enero y 8 m en febrero.

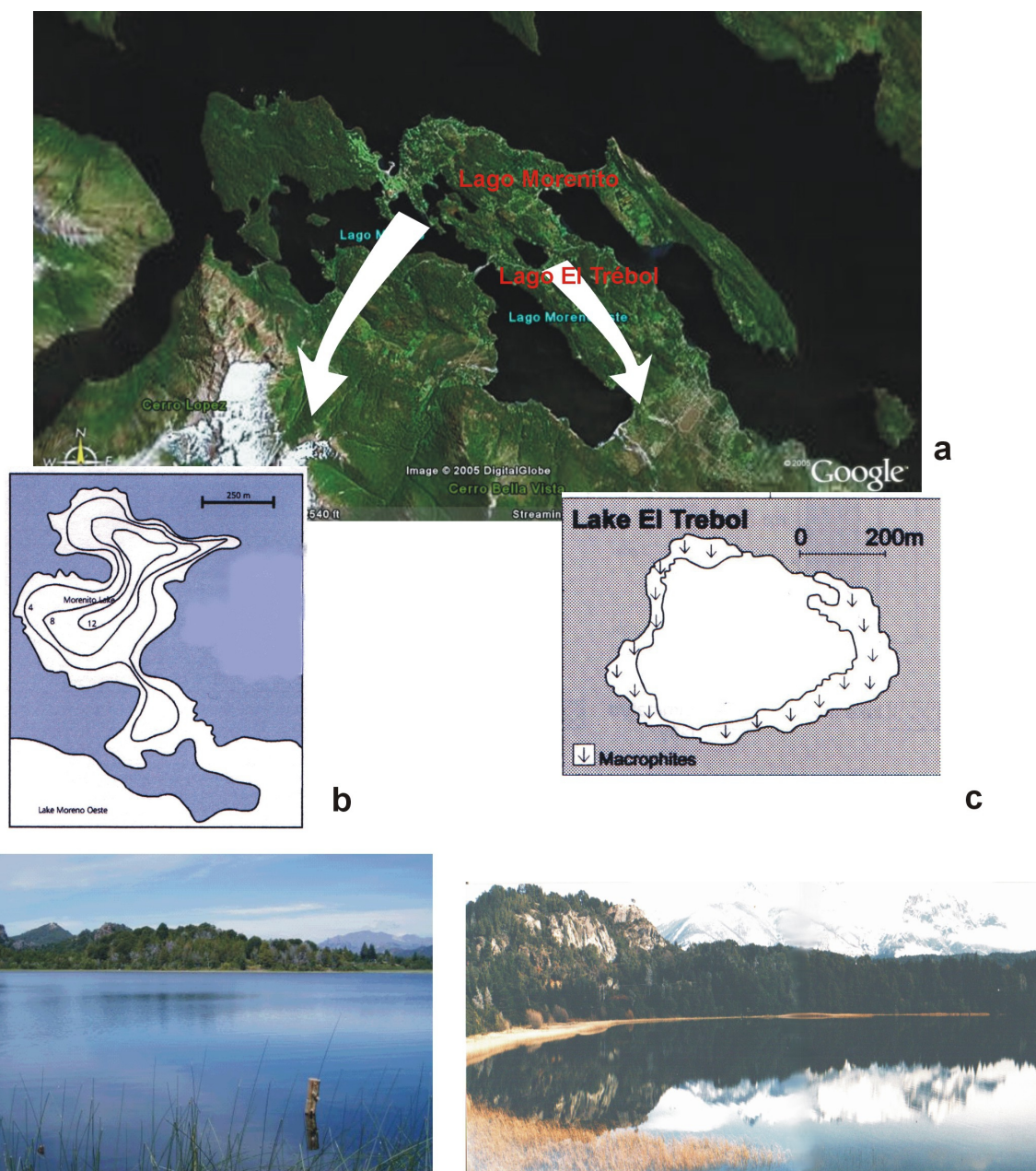


Figura 3.2. Lagos Morenito y Trébol

- a) Foto satelital mostrando ambos lagos.
- b) Mapa Lago Morenito (Modenutti & Pérez, 2001) y vista panorámica.
- c) Mapa Lago El Trébol (Bianchi et al., 1997) y vista panorámica

En este lago se registraron altas concentraciones de clorofila a $1,34 \text{ mg.m}^{-3}$, feofitina a $2,8 \text{ mg.m}^{-3}$ pero muy bajas de material particulado: $0,10 \text{ g.m}^{-3}$ en relación con

otros ambientes dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (Morris et al., 1995). Se informan valores de fósforo total de 0,20 μM ; fósforo reactivo soluble (SRP) de 0,13 μM ; conductividad, 67,5 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ y carbono orgánico disuelto (DOC) de 1,70 $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ (Queimaliños et al., 1998; Morris et al., 1995; Tartarotti et al., 2004).

La zona litoral está colonizada por las hidrófitas *Schoenoplectus californicus* y *Potamogeton linguatus*.

3.2.3. Zona de estepa arbustivo-graminosa

El Distrito Occidental se ubica al oeste del meridiano 70° 00' O, y ocupa un área continua entre los 38° y 46° 30' S. No obstante, se extiende hacia el oriente, en ambientes serranos o mesetiformes del SO de Río Negro y NO de Chubut. Se caracteriza por una estepa arbustivo-graminosa de 60 cm a 180 cm, con una cobertura total aproximada del 50%. La mayor parte de la cobertura vegetal corresponde a gramíneas (“coirones”), por lo que también ha sido denominada “pastizal de coirón amargo” (León et al., 1998).

El cuarto ambiente lacustre estudiado, Laguna El Toro, se encuentra en esta zona.

Laguna El Toro

La laguna El Toro (40° 20' S; 70°30' O) se encuentra a 590 m s.n.m., a 50 km aproximadamente al sudoeste de la localidad Piedra del Águila (Provincia de Neuquén), en el km 1.495 de la ruta 237 (figura 3.3). Es un cuerpo de agua somero cuya profundidad varía estacionalmente entre 2 y 4 m (Pérez, 2001).

En un trabajo reciente de Tartarotti et al. (2004), muestra concentraciones de clorofila a 1,98 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, materia orgánica disuelta (DOC) de 521 $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ y altos valores de

conductividad, $3950\text{-}8800\ \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, en comparación con los otros ambientes estudiados en este trabajo.



Figura 3.3. Laguna El Toro.

Foto satelital de la zona donde se encuentra la laguna y vista panorámica.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

A continuación se detallan las metodologías aplicadas en campo y en laboratorio. Y se describen los procedimientos realizados a fin de llevar a cabo los objetivos planteados en el capítulo 1 inciso 4.

4.1. Trabajo de campo

Los testigos son usualmente tomados de la parte más profunda de la cubeta de los lagos, debido a que este es el sitio óptimo del cual obtener un perfil sedimentario completo y no disturbado (Hofmann, 1988). Por lo tanto se seleccionaron ambientes pequeños y someros, ya que en ellos se pueden obtener testigos sedimentarios de la zona más profunda sin mayores dificultades. De estos testigos es posible obtener restos de organismos planctónicos y litorales depositados allí, como también aquellos de hábitats profundos (Walker, 1993).

4.1.1. Obtención de los testigos sedimentarios

La zona más profunda de cada ambiente se localizó por una ecosonda Navman Fish 4150). Los testigos se extrajeron mediante un muestreador activado por gravedad (ETH-system) que es accionado desde la superficie. Para la extracción se utilizó un bote neumático.

El muestreador de testigos sedimentarios es operado por una cuerda, y consiste en un cabezal que posee aletas para estabilizarlo en el descenso y que soporta un tubo abierto. Consta con un mecanismo que coloca un obturador o tapón en la parte superior del mismo una vez que ha penetrado en los sedimentos (figura 4.1). El muestreador debe ser bajado lentamente, usando el peso del mismo como fuerza impulsora para que el tubo penetre en el sedimento.

El dispositivo “que acomoda el tapón” es disparado por un mensajero que se desplaza por la cuerda hacia abajo. El tapón impide la caída o desplazamiento del sedimento fuera del tubo cuando éste es levantado desde el fondo y fuera del agua (Charles et al., 1994). Una vez fuera del agua se tapa el tubo en su extremo inferior y se quita el cabezal de la parte superior.

El testigo sedimentario extraído se encuentra contenido en el tubo de acrílico transparente, que tiene alrededor de 6 cm de diámetro y de 90 cm de longitud. El tubo se transporta verticalmente al laboratorio, donde se procede al submuestreo del mismo.

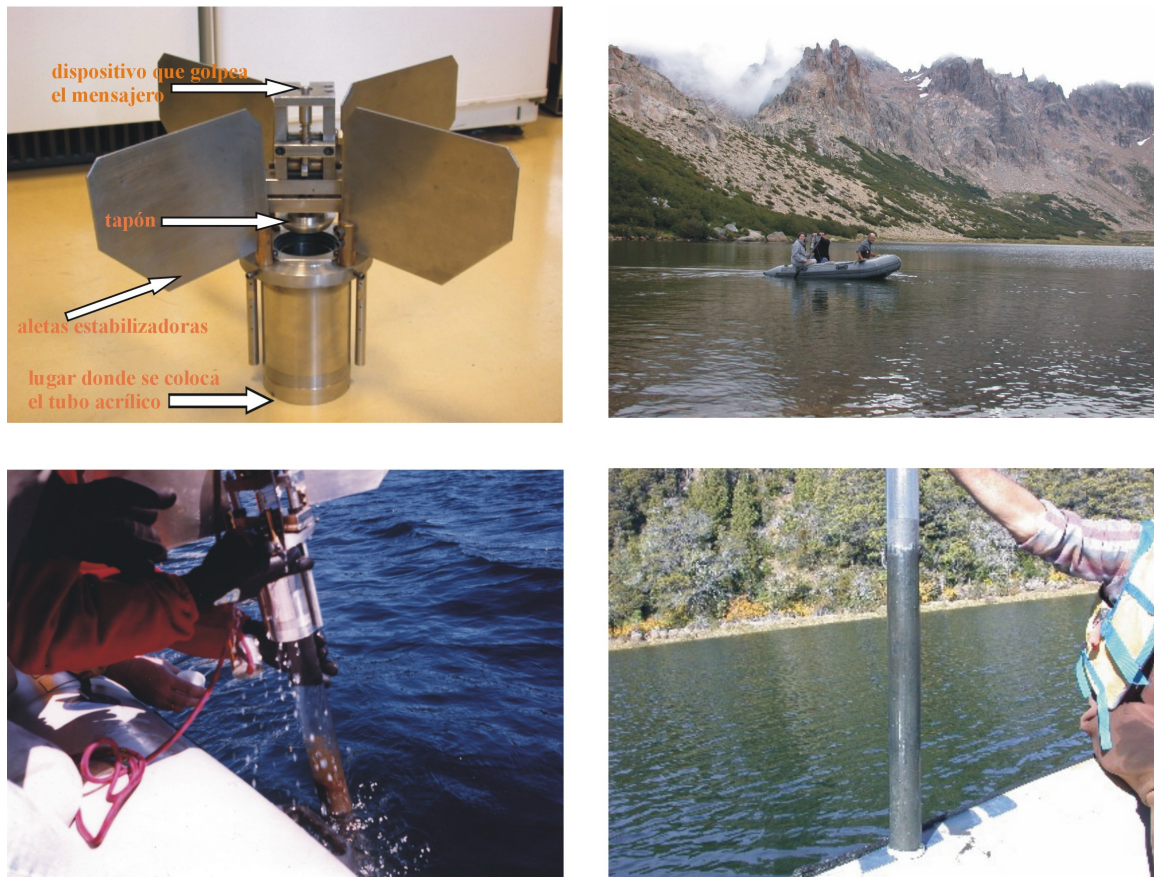


Figura 4.1. Fotos del muestreador y de cómo se utiliza.

4.1.2. Mediciones in situ

En cada cuerpo de agua se obtuvieron valores de temperatura, pH, oxígeno disuelto del agua superficial (tabla 4). Para las mediciones se utilizó un oxímetro

SensION 6, un conductímetro Thermo Orion Model 135A y un pHmetro Corning 360i.

Tabla 4. Variables ambientales medidas en los cuerpos de agua estudiados.

Ambiente	Fecha	pH	T (°C)	O ₂ (mg/l)
Lago Tonček	02 / 04 / 2003	7,8	8	11,26
Lago Morenito	21 / 11 / 2001	7,9	13,9	8,1
Lago El Trébol	04 / 10 / 2000	7,8	14,2	8,9
Laguna El Toro	30 / 05 / 2002	10	4,4	10,9

4.2. Trabajo de laboratorio

4.2.1. Submuestreo del perfil sedimentario y obtención de las muestras.

Una vez en el laboratorio, el submuestreo consiste en cortar el tubo longitudinalmente utilizando una sierra eléctrica, obteniendo así dos mitades.

Luego de medir el testigo, fotografiarlo e identificar variaciones macroscópicas en el sedimento, como por ejemplo la posición de los estratos de ceniza volcánica, se extraen muestras de ambas mitades cada 1-2 cm (figura 4.2).

Las muestras son colocadas en recipientes plásticos para ser pesadas (peso húmedo) y liofilizadas (secadas por sublimación) para eliminar el contenido de agua. Luego las muestras son pesadas nuevamente para obtener el peso seco.

Así las muestras están listas como para realizar los siguientes análisis:

4.2.2. Tratamiento de la muestra para el fechado con ²¹⁰Pb y ¹³⁷Cs.

Cada muestra de sedimento, seca y homogeneizada, se coloca en un portamuestra plástico cilíndrico de 46 mm de diámetro y 8 mm de altura, se sella y se espera por lo menos 15 días para que el ²²⁶Ra de la muestra entre en equilibrio secular con sus hijos. De no estar selladas es posible que se pierda el ²²²Rn de la matriz.

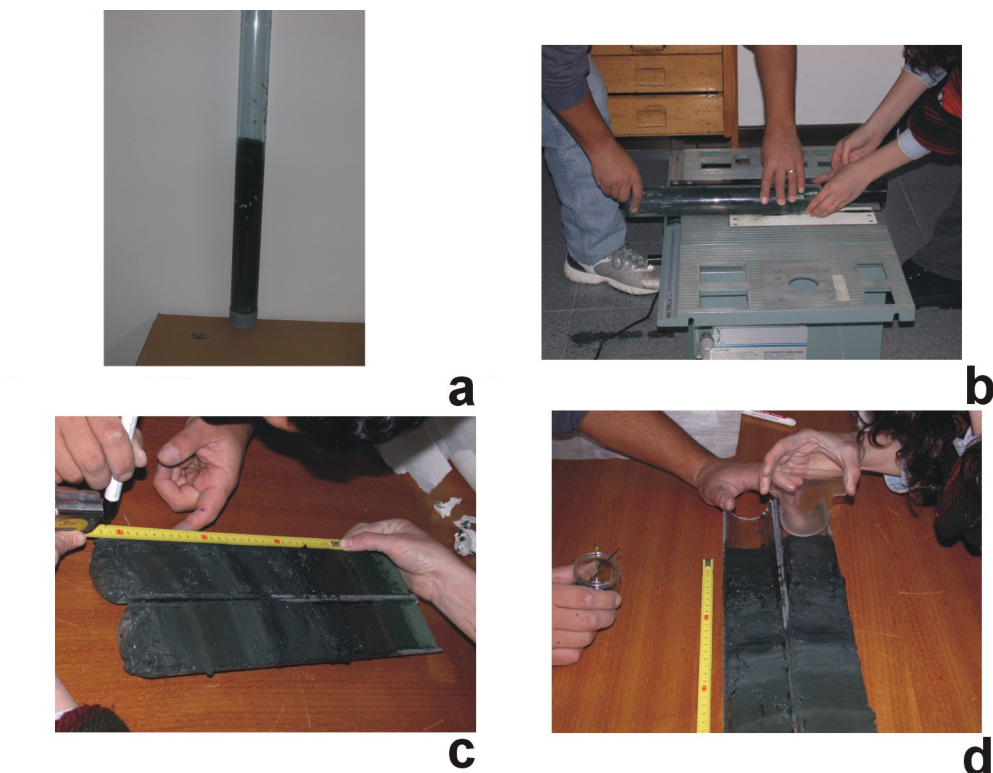


Figura 4.2. Metodología utilizada para la obtención de las submuestras del testigo.

Luego, el portamuestra se apoya en un soporte anular del detector de radiación gamma, donde se mide la actividad específica de ^{210}Pb y ^{137}Cs de la muestra. En el Apéndice I se hace una descripción detallada.

4.2.3. Determinación de Materia Orgánica

El contenido de materia orgánica se estimó a partir de la pérdida de masa por combustión (LOI -loss on ignition-). El LOI está basado en el calentamiento de las muestras en un horno de mufla (Dean, 1974). La materia orgánica es reducida a ceniza y dióxido de carbono (CO_2) a 550°C , por lo que la pérdida de masa debería ser proporcional a la cantidad de carbono orgánico contenido en la muestra

Se tomaron aproximadamente 0,5 - 1 g de cada muestra de sedimento seco que, luego de ser pesadas en cazoletas de cerámica, se colocaron en la mufla a 550°C durante 3 horas. Las muestras se dejaron enfriar a temperatura ambiente en desecador y luego fueron pesadas nuevamente para calcular LOI_{550} .

El LOI fue calculado usando la ecuación:

$$LOI_{550} = ((PS_L - PS_{550}) / PS_L) * 100$$

donde LOI_{550} representa la pérdida por ignición a 550° C (como un porcentaje), PS_L es el peso seco de la muestra antes de la combustión y PS_{550} el peso seco de la muestra después de calentada a 550° C (en las mismas unidades) (Heiri et al., 2001).

4.2.4. Tratamiento de las muestras para determinar Sílice biogénica

Para la determinación de sílice biogénica se aplicó el método descrito por DeMaster (1981). La técnica se basa en la formación de un complejo de molibdato de sodio bihidratado y ácido silícico color amarillento que luego se reduce con cloruro estagnoso para obtener un complejo color azul, que es la solución que se mide en el espectrofotómetro.

Esta técnica consta de tres etapas:

Etapas 1: disolver la sílice biogénica de las muestras de sedimento, mediante una solución de carbonato de sodio al 1% y a 85° C, obteniéndose ácido silícico.

Etapas 2: a partir del complejo molibdato-sílice, formar un complejo color azul, que es la solución que se mide en el espectrofotómetro a 815 nm.

Etapas 3: graficar los valores de sílice en función del tiempo. Como la sílice biogénica pasa a la solución muy rápidamente, el valor extrapolado a tiempo cero es la cantidad de sílice biogénica de la muestra.

Aproximadamente 30 mg de sedimento se colocaron en tubos de centrífuga de polipropileno de 50 ml. Se les agregó una solución de Na_2CO_3 al 1%, manteniendo los tubos de centrífuga en un baño a temperatura constante (85° C) durante 5 horas. Después de 1, 2, 3, 4 y 5 horas, previa centrifugación ($12000g\ min^{-1}$ por 7-5 min) de los tubos, una submuestra de 1 ml fue removida del sobrenadante. De cada una de

estas submuestras se obtuvo el complejo sílice-molibdato y determinándose la sílice disuelta mediante la medición del complejo azul resultante en un espectrofotómetro (GENESYS 20 **Thermo** Spectronic)

De los valores de concentración de sílice medidos en tiempos sucesivos se estimó por extrapolación el valor a tiempo cero que, según DeMaster (1981), representa el valor de sílice biogénica.

4.2.5. Tratamiento de las muestras para separar y determinar taxonómicamente los restos subfósiles de Chironomidae.

En sedimentos lacustres, en general, 1 o 2 cm³ de sedimento son suficientes para encontrar de 50 a 100 cápsulas cefálicas, las suficientes para inferir con confianza condiciones ambientales pasadas (Heiri & Lotter, 2001).

Las muestras se defloculan en KOH al 5%. La solución de KOH puede ser calentada suavemente para aclarar más rápidamente las muestras (Walker, 2001). Lang et al. (2003) han descubierto que un baño de ultrasonido breve puede ser útil para separar el sedimento denominado "marl" (con excesos de carbonatos y arcillas).

Una vez defloculadas, las muestras se lavan con agua destilada sobre un tamiz de 95µm para eliminar arcillas y otros componentes finos del sedimento.

Los restos subfósiles fueron separados de los sedimentos concentrados, examinando pequeñas alícuotas de concentrados acuosos en una placa de conteo Bogorov, bajo lupa binocular (Olympus SZ4060) desde 20 a 40x de magnificación (Walker, 2001).

Para ser determinados taxonómicamente, los restos fueron montados en portaobjetos de microscopía mediante Faure (preparado transitorio) o Euparal (preparado definitivo) (Paggi, 2001). Cuando se usó Euparal, los especímenes fueron

deshidratados en sucesivos baños de etanol al 80%, etanol al 100% y esencia de Euparal previamente al montaje

Las cápsulas cefálicas fueron determinadas taxonómicamente examinando con cuidado repetidas veces el cubreobjeto a 100 y 400x bajo microscopio óptico (hund Wetzlar H600 AFL 50/100).

La determinación de los restos fósiles se basa en los caracteres sistemáticos de la cápsula cefálica de las larvas y se realizó hasta nivel genérico mediante el uso de las claves sistemáticas para la región Holártica, Wiederholm (1983), para Norteamérica, Epler (2001) y Coffman & Ferrington (1996) y para Australia, Cranston (1996), dada la relación biogeográfica. Además se contó con el trabajo de Rieradevall & Brooks (2001) para la determinación de los taxa de la subfamilia Tanypodinae.

En general, entre 50 y 100 cápsulas cefálicas fueron contadas por cada muestra. Heiri & Lotter (2001) y Quinlan & Smol (2001) han recientemente mostrado que alrededor de 50 cápsulas cefálicas podrían proveer estimaciones realistas de condiciones ambientales.

Las cápsulas cefálicas enteras y los fragmentos conteniendo más de la mitad del mentón fueron contados como una cápsula cefálica. Los fragmentos que fueron exactamente la mitad de la cápsula cefálica fueron contados como una mitad y los fragmentos que contenían menos de la mitad del mentón fueron excluidos. La mayoría de las determinaciones fueron hechas a nivel de género y ocasionalmente fue necesario reagrupar los taxa dentro de categorías taxonómicas mayores, cuando las características morfológicas fueron insuficientes para permitir determinaciones precisas (ej. tribu Tanytarsini, Cricotopus/Orthocladius). Cuando las cápsulas cefálicas estaban dañadas los individuos fueron clasificados a nivel tribu o subfamilia, seguido por el término indeterminado (ej. Macropelopini ind.)

4.3. Análisis de los datos

La riqueza es el número de taxa por estrato o muestra y la abundancia es el número de individuos (número de cápsulas cefálicas) por gramo de peso seco de muestra.

La diversidad taxonómica de las asociaciones subfósiles fue calculada usando el índice de Shannon (H') y el equilibrio de la comunidad mediante el cálculo de equitatividad (J) (Zar, 1996; Begon et al., 1999).

Donde $J = H'/H$;

$$H' = - \sum_{i=1}^k p_i \log p_i \quad (\text{donde } k \text{ es el número de taxa y } p \text{ es la frecuencia de } i \text{ especies en la muestra})$$

y $H = \log S$ (donde S es la riqueza taxonómica).

El programa C2 (Juggins, 2003) fue utilizado para graficar abundancia, diversidad y las abundancias relativas de las subfamilias y tribus de Chironomidae y para realizar los diagramas estratigráficos de materia orgánica y sílice biogénica

Los datos fueron compilados utilizando TILIA versión 2.0 (Grimm, 1991), y los diagramas de porcentajes de quironómidos fueron graficados usando TILIA GRAPH versión 1.25 (Grimm, 1991) y visualizados e impresos mediante la versión TGView. Un análisis de agrupamientos mediante la suma de los cuadrados, forzado estratigráficamente, fue aplicado a los datos expresados en porcentajes (CONISS) (Grimm, 1987) para examinar los mayores cambios en las comunidades de quironómidos a lo largo del perfil estratigráfico. El número de zonas y subzonas en los diagramas se basó en los agrupamientos mostrados por CONISS.

Los resultados fueron evaluados mediante las técnicas de ordenación, Análisis de Correspondencia (CA) y Análisis de Componentes Principales (PCA) utilizando el programa CANOCO (ter Braak & Smilauer, 1998, 2002).

Para determinar qué método de ordenación utilizar se aplicó un Análisis de Correspondencia (Detrended Correspondence Analysis-DCA), el cual permite conocer si la distribución de las comunidades estudiadas, es lineal o unimodal. El análisis realizado para evaluar la distribución de los taxa recientes con respecto a los cuatro ambientes lacustres estudiados fue un CA (ordenación unimodal), debido a que la longitud del gradiente del eje 1 obtenida del DCA fue mayor a 3 desviaciones estándares (SD). Mientras que para evaluar la variación de la fauna de quironómidos en cada uno de los ambientes a lo largo del tiempo se realizó un PCA (ordenación lineal), debido a que la longitud del gradiente obtenida del DCA fue menor a 3 SD (ver tabla 4.1) (ter Braak & Prentice, 1988).

La elección de análisis indirecto de gradientes (CA y PCA) se debe por un lado a querer obtener la variación máxima de la comunidad independientemente de las variables ambientales y luego observar si las variables disponibles están influyendo o no en la distribución y abundancia de los taxa. Y por otro, debido a que las variables registradas son escasas y en el caso del CA, son datos puntuales que, quizás, no reflejan la media de dichos parámetros en los últimos años.

Tabla 4. 1. Resultados del DCA (longitud de gradiente del eje 1) para cada uno de los análisis.

Sitios	DCA-longitud de gradiente del eje 1 (SD)
Tonček	2.127
Morenito	2.312
Trébol	1.517
Toro	0.461
Todos (los 4 ambientes)	7.212

5. RESULTADOS I: ASPECTOS ESTRATIGRÁFICOS DE LOS PERFILES SEDIMENTARIOS Y GEOQUÍMICA

En este capítulo se describen algunas características observadas en los testigos sedimentarios de los distintos ambientes, se presentan los resultados obtenidos de materia orgánica y sílice biogénica y se discuten los resultados.

5.1. Lago Tonček

El testigo sedimentario del Lago Tonček, de 69 cm, fue extraído en abril de 2003 en la zona más profunda del lago, de 11 m de profundidad. Para evitar la mezcla y posterior deterioro del mismo fue abierto, fotografiado (figura 5.1.1) y submuestreado cada 1-2 cm *in situ*, en el refugio Frey.

La mayor parte del testigo está formada casi exclusivamente por gyttja (sedimento formado por la mezcla de partículas de materia orgánica, precipitaciones inorgánicas y material mineralizado, Wetzel, 1981) de color marrón verdoso, con algunos horizontes de tefra (material piroclástico producto de erupciones volcánicas) intercalados, identificados por una coloración más oscura y grisácea y una mayor granulometría. Se observaron 6 estratos de tefra en los cm 8-10, 13-15, 19-21, 25-27, 40-41 y 46-48 indicados en la figura 5.1.1 con la letra T. La depositación de los horizontes presenta cierta regularidad, una prueba de la frecuente actividad volcánica en el área de estudio.

5.1.1. Fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs

El perfil de actividad específica de ^{210}Pb total del testigo sedimentario del Lago Tonček, muestra un comportamiento exponencial, con una interrupción en los estratos 8-10 cm, identificados como cenizas volcánicas, y que se pueden asociar al evento del

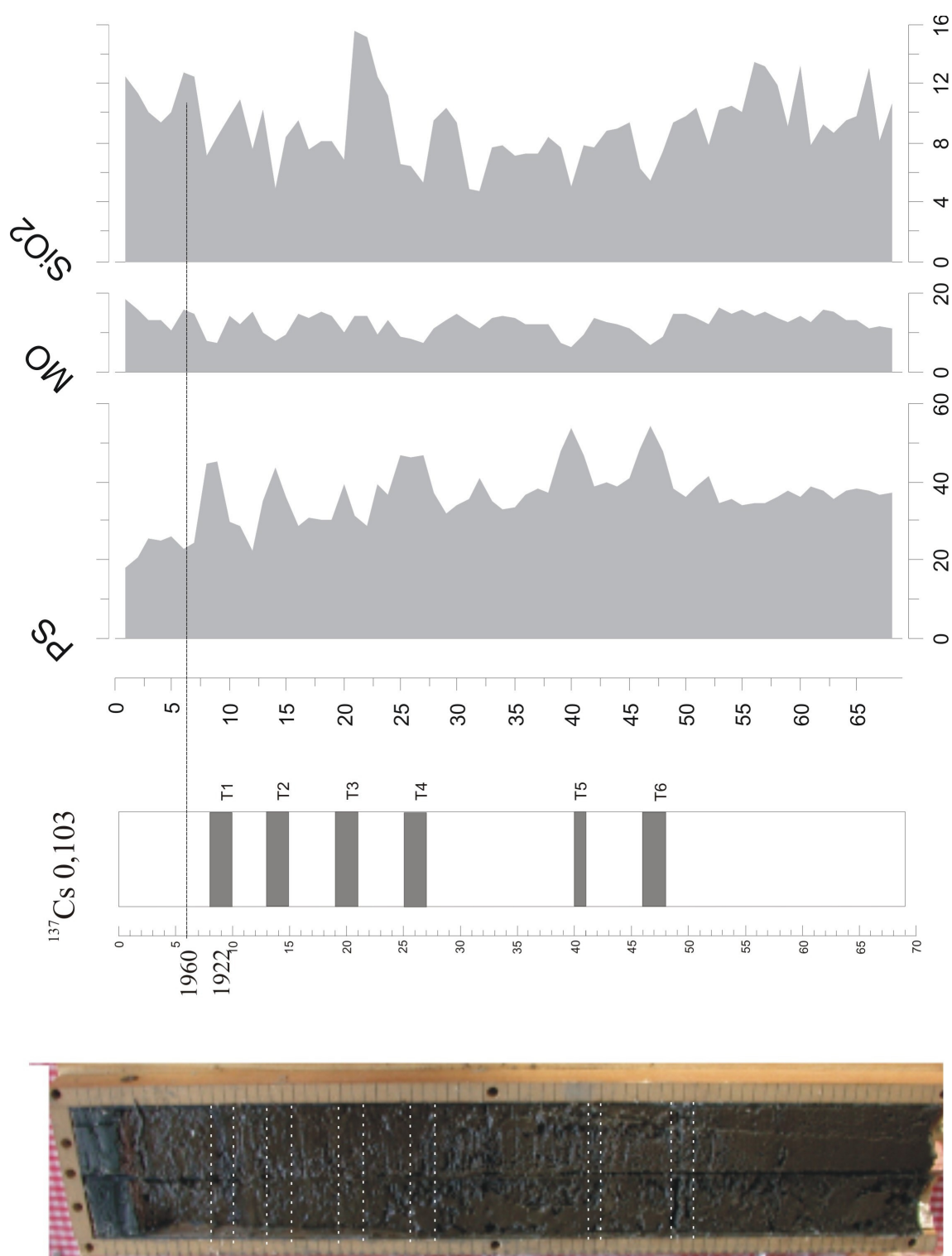


Figura 5.1.1. Testigo Lago Tonček.

Foto del perfil sedimentario y esquema mostrando los niveles de tefra observados (T).
 Curvas de peso seco y materia orgánica, expresadas en % y sílice biogénica en mg.g^{-1} .

Cordón Caulle (región Puyehue-Cordón Caulle) producido en 1921-1922 (figura 5.1.2).

La tasa de sedimentación promedio determinada mediante el fechado con ^{210}Pb es de $31.0 \pm 1.5 \text{ mg.cm.}^{-2}.\text{a}^{-1}$ ($0,123 \pm 0,08 \text{ cm.a}^{-1}$) en el período 1946-2003 (Ribeiro Guevara, com.pers.). El perfil de actividad específica de ^{137}Cs permite asegurar que el nivel 4 cm corresponde al inicio del período de mayor depositación de este producto de fisión, con algún aporte menor en el estrato inmediato inferior. Por lo tanto, se puede correlacionar el nivel 4 cm al año 1964 (Ribeiro Guevara & Arribére, 2002). La tasa de sedimentación estimada a partir de esta correlación es $0,103 \text{ cm.a}^{-1}$. La tasa de sedimentación obtenida a partir del perfil de actividad específica de ^{210}Pb tiene cierta discrepancia respecto de la tefra identificada en los estratos 8-10 cm, mientras que el valor obtenido a partir del perfil de actividad específica de ^{137}Cs muestra una mejor aproximación a la fecha en que se registra este evento (1921-1922). Por lo tanto, si bien los valores de la tasa de sedimentación obtenidos por ambos métodos son similares, se considera que el valor más adecuado es la estimación obtenida a partir del perfil de ^{137}Cs : $0,103 \text{ cm.a}^{-1}$.

5.1.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica

Los resultados de peso seco y materia orgánica (expresados en %) y del análisis de sílice biogénica (expresados en mg.g^{-1} de peso seco) obtenidos para las muestras del testigo sedimentario del Lago Tonček se muestran en la figura 5.1.1.

El perfil de peso seco oscila en relación con la presencia de ceniza volcánica, presentando su valor máximo (54%) en los niveles 40 y 47 cm, coincidentes con los dos estratos de tefra más profundos, y muestra un gradual decrecimiento en los estratos superficiales (primeros 3 cm) con 18 % en el cm 1, que es el valor mínimo observado.

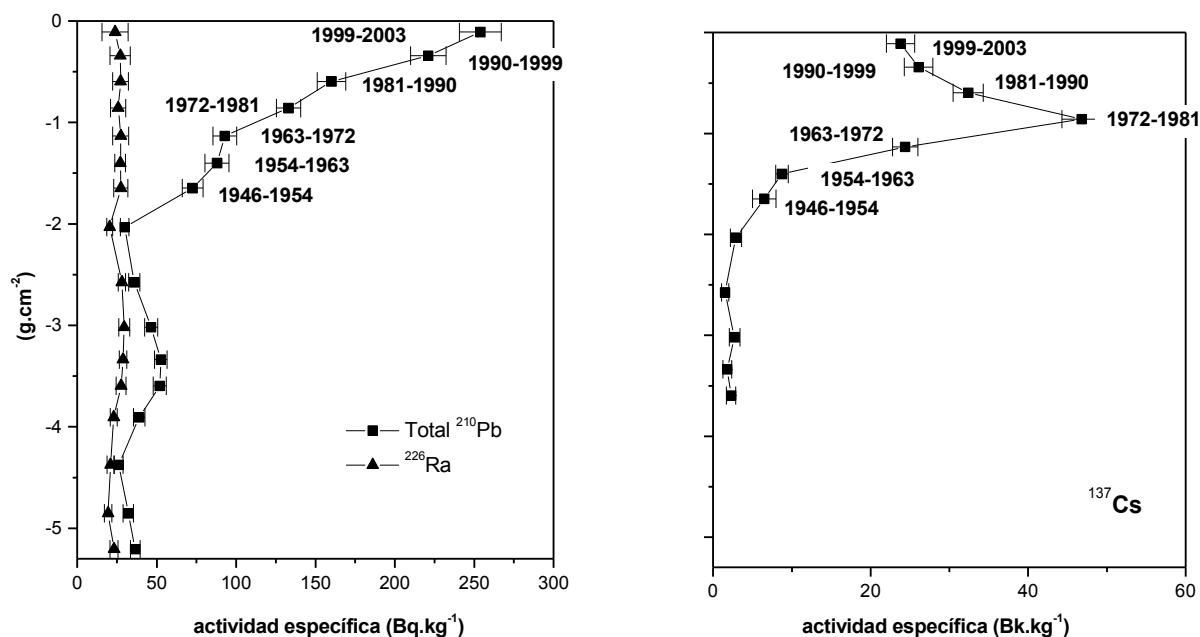


Figura 5.1.2. Lago Tonček. Perfiles de actividad específica de ^{226}Ra y ^{210}Pb total y de ^{137}Cs .

La distribución de materia orgánica evidencia un perfil inverso al de peso seco, presentando valores mínimos (7 % en el cm 47), coincidentes con los estratos de tefra. El valor máximo de materia orgánica, 18 % del peso seco, se observa en el cm 1.

La curva de sílice biogénica en el Lago Tonček presenta un comportamiento similar a la materia orgánica, con valores que oscilan entre 5 mg.g^{-1} y 15 mg.g^{-1} de peso seco en los cm 32 y 21, respectivamente. En los 4 cm más superficiales se observa un leve aumento siguiendo a la materia orgánica, mostrando en el cm 1 un valor de 12 mg.g^{-1} de peso seco.

5.1.3. Discusión

El testigo sedimentario del lago Tonček presenta curvas de peso seco, materia orgánica y sílice biogénica que fluctúan a lo largo de todo el perfil. Tales oscilaciones se pueden asociar a estratos de ceniza volcánica. Ante la presencia de tefras aumentan los porcentajes de peso seco, y se observan fuertes disminuciones en la materia orgánica y sílice biogénica, volviendo a los valores anteriores en los niveles subsiguientes.

La materia orgánica y la sílice alcanzan sus mínimos en las tefras. La caída de ceniza volcánica no parece tener un impacto duradero en la productividad. Así, materia orgánica y sílice biogénica recuperan sus valores pre-erupción inmediatamente después a la caída de la tefra, en coincidencia con lo observado por Kaufman et al. (2003) en el Lago Arolik, en Alaska, durante el Holoceno.

Aunque el mayor porcentaje de materia orgánica se encuentra en el cm 1, dicho valor no se puede considerar muy significativo, dado que sólo es un 2% mayor que el porcentaje observado en el cm 53 (16%), máximo valor hallado, sin considerar el estrato más superficial. Además es importante mencionar que el mayor porcentaje (18%) de materia orgánica observado en el Lago Tonček, es el menor valor de los porcentajes máximos observados en el resto de los lagos estudiados.

El aumento en el perfil de peso seco y las disminuciones tanto en materia orgánica como sílice biogénica (valor mínimo 5 mg.g⁻¹ de peso seco) en el cm 31, podrían asociarse a la presencia de ceniza volcánica en ese estrato, la cual aunque no es observable macroscópicamente, puede ser determinada mediante observación más detallada del sedimento bajo lupa y/o microscopio, o mediante análisis geoquímicos, como se ha comprobado en otros lagos del Parque Nahuel Huapi (Ribeiro Guevara et al., 2003).

En el cm 6 (estrato 5-6) se observa un aumento en la materia orgánica y en la sílice biogénica, el cm 6 se corresponde con los años 1954-1963. Durante estos años tuvieron lugar dos eventos significativos: la construcción del Refugio Frey en 1957 sobre su margen norte, y la erupción del Cordon Caulle (región Puyehue-Cordon Caulle) (Guerlach et al., 1988). Ambos eventos pudieron afectar al lago en ese momento puntual, sin embargo en el cm superior (cm 5) los valores vuelven a los registrados en los niveles anteriores (pre-evento). Por lo tanto, si dichos eventos tuvieron algún efecto sobre el lago fue momentáneo y no se prolongó en el tiempo.

5.2. Lago Morenito

El testigo sedimentario del Lago Morenito, de 50 cm, fue extraído en noviembre de 2001 (figura 5.2.1) a 15 m de profundidad y fue submuestreado cada 1-2 cm.

La secuencia sedimentaria está compuesta principalmente por gyttja orgánica de color marrón oscuro (Massaferro et al., 2005) con 6 estratos de tefra intercalados, en los cm 11,5-13,5; 22-24; 31-33; 36-38; 40,5-43; 44-47, indicados, en la figura 5.2.1, con la letra T.

5.2.1. Fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs

El perfil de actividad específica de ^{210}Pb total del testigo sedimentario del Lago Morenito muestra un comportamiento aproximadamente exponencial (figura 5.2.2) (Ribeiro Guevara et al., 2003).

La tasa de sedimentación promedio estimada en el período 1947-1997¹ es de $23.08 \pm 0.71 \text{ mg.cm}^{-2}.\text{a}^{-1}$ ($0,2004 \pm 0,0060 \text{ cm.a}^{-1}$).

El perfil de ^{137}Cs muestra una excelente concordancia con el fechado con ^{210}Pb . La figura 5.2.2. muestra picos de actividad en los estratos 5-6 cm (1971-1975, según el fechado con ^{210}Pb) y 7-8 cm (1959-1965, según el fechado con ^{210}Pb), que, respectivamente, corresponden al pico secundario de precipitación radioactiva troposférica y entradas estratósfericas y troposféricas. La relación de actividad de los picos, después de las correcciones de decaimiento, es también consistente con la cronología de depositación expresadas arriba (Ribeiro Guevara & Arribére, 2002).

5.2.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica

Los resultados obtenidos de peso seco, materia orgánica y sílice biogénica del testigo sedimentario del Lago Morenito se muestran en la figura 5.2.1.

Las fracciones de peso seco son mayores ante la presencia de ceniza volcánica, mostrando el perfil los máximos valores (porcentaje máximo 77% en el cm 45) en los

¹ Debido a las correspondencias observadas en la columna sedimentaria con un testigo previo, fueron aplicados los valores de tasa de sedimentación de aquel al testigo analizado en este trabajo.

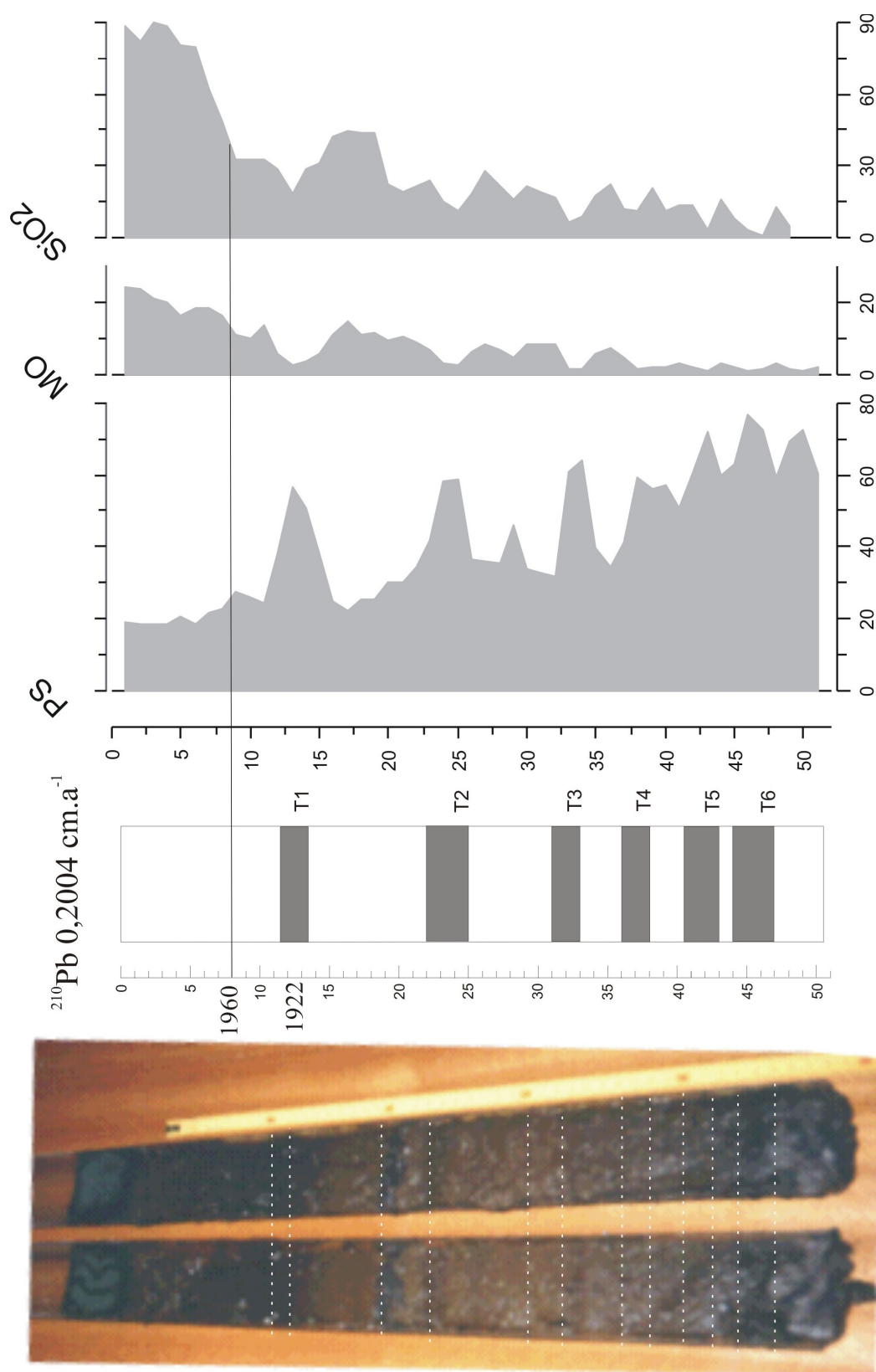


Figura 5.2.1. Testigo Lago Morenito.

Foto del perfil sedimentario y esquema mostrando los niveles de tefra observados (T).
Curvas de peso seco y materia orgánica, expresadas en % y sílice biogénica en mg.g⁻¹

estratos profundos (38-50 cm), y una gradual disminución en los estratos más superficiales, desde el cm 8 (cercanos al 20%).

El perfil de materia orgánica oscila entre 1 y 24 %, en el cm 42 y 1 respectivamente. Aunque la curva presenta oscilaciones debido a la presencia de ceniza volcánica, es notable el incremento de materia orgánica en los 7 cm superiores, superando aproximadamente en un 10% al valor registrado en el cm 16, que fue del 15%.

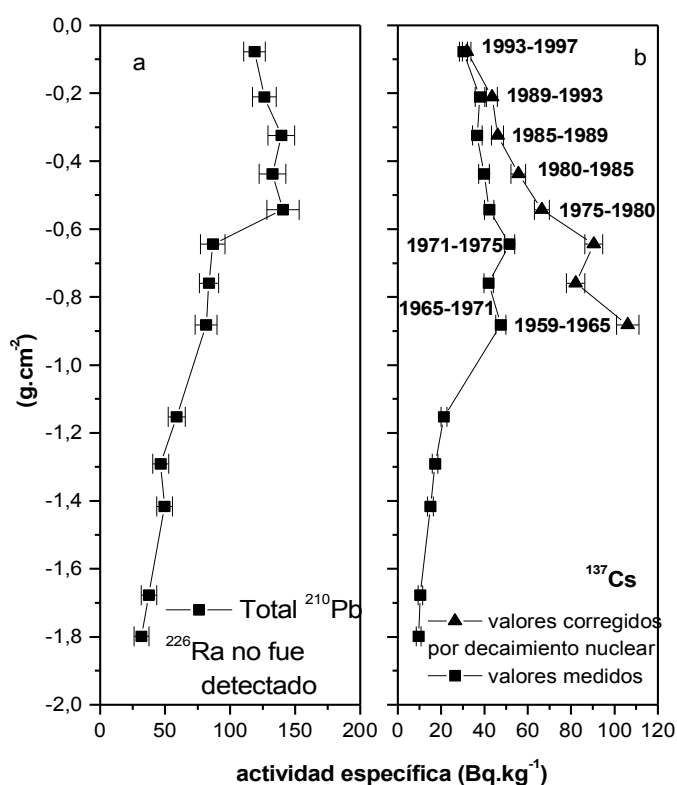


Figura 5.2.2. Lago Morenito. Perfiles de actividad específica de (a) ^{210}Pb y (b) ^{137}Cs .

El comportamiento que evidencia la sílice biogénica es similar al de la materia orgánica. El valor mínimo $0,5 \text{ mg.g}^{-1}$ de peso seco se encontró en el cm 46, y los valores máximos en los primeros 6 cm fueron cercanos a 90 mg.g^{-1} de peso seco.

5.2.3. Discusión

Al observar los perfiles de peso seco, materia orgánica y sílice biogénica del

testigo del lago Morenito, se observa un marcado aumento de la productividad en los 8 cm más superficiales.

El modelo presentado en Schelske et al. (1983) predice que incrementos en la carga de nutrientes resulta en una mayor producción de diatomeas y una mayor depositación de sílice. Esto resulta en una permanente pérdida de sílice biológicamente disponible a través del entierro en los sedimentos. Asimismo, incrementos en la producción primaria, estimulados por la carga de nutrientes, resultan en la depositación de carbono orgánico en los sedimentos (Wolin & Stoermer, 2005).

El nivel 8 coincide con el año 1960 según el fechado de ^{210}Pb y ^{137}Cs . En ese año dos eventos se podrían asociar al aumento de la productividad observado en los estratos posteriores, el cierre del Lago Morenito (ver capítulo 3 inciso 3.2.2) y la erupción del Cordón Caulle (región Puyehue-Cordón Caulle). En este nivel, fueron observadas anomalías geoquímicas (Ribeiro Guevara et al., 2002), y mediante una observación detallada bajo lupa binocular se determinó la presencia de fragmentos de vidrios volcánicos (Daga, com. pers.); por lo cual dicho nivel se asocia al evento ya mencionado.

Los valores de peso seco, materia orgánica y sílice biogénica muestran un gradual aumento desde principios del siglo pasado (cm 18), momento en el cual se lleva a cabo la primer introducción de salmónidos (Buria, 2001), y en la década del 30 comienzan importantes construcciones asociadas a aumentos en los índices poblacionales (Anales del Museo de la Patagonia, Perito F. Moreno, 1945).

5.3. Lago El Trébol

El testigo sedimentario del Lago El Trébol, de 61cm, fue extraído en junio de 2000 (figura 5.3.1), a 12 m de profundidad. Este testigo, a diferencia de los restantes, tuvo la particularidad de que los primeros 8 cm fueron muy fluidos, por lo que hubo que submuestrearlo mediante una bomba manual en posición vertical; en los 53 cm restantes

se procedió como con el resto de los testigos, siguiendo la metodología descrita en el capítulo anterior.

El perfil sedimentario fue submuestreado cada 2 cm en la parte fluida hasta el cm 8, luego se siguió el submuestreo cada 1 cm

El testigo está formado por gyttja arcillosa de color marrón grisáceo con estratos de tefra intercalados, tal como describen los primeros 614 cm, Massaferró (1994) y Bianchi et al. (1999), de perfiles sedimentarios largos extraídos del mismo lago. Se observaron 3 estratos de ceniza volcánica en los cm 23-25, 49-51, 54-56 (correspondientes en la foto a los estratos 15-17, 41-43 y 46-48, respectivamente, luego de descontar los 8 cm superiores), que se indican con la letra T, en la figura 5.3.1.

5.3.1. Fechado con ^{210}Pb y ^{137}Cs

El perfil de actividad específica del ^{210}Pb muestra un comportamiento aproximadamente exponencial (figura 5.3.2) en el testigo sedimentario del Lago El Trébol (Ribiero Guevara et al., 2003).

La tasa de sedimentación promedio estimada en el período 1951-2000 es de $22,00 \pm 0,90 \text{ mg.cm.}^{-2}.\text{a}^{-1}$ ($0,2042 \pm 0,0084 \text{ cm.a}^{-1}$).

El perfil de ^{137}Cs (figura 5.3.2) muestra una buena correlación con el fechado de ^{210}Pb .

5.3.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica

La figura 5.3.1 muestra las curvas de peso seco, materia orgánica y sílice biogénica obtenidas del testigo sedimentario del Lago El Trébol.

Los porcentajes de peso seco muestran valores más o menos constantes en todo el perfil con una media de 16,4%, excepto por incrementos puntuales que se corresponden con la presencia de ceniza volcánica, en los cm 25 y 50, 33% y 57%, respectivamente. Los primeros 4 valores de peso seco no pudieron calcularse dado que

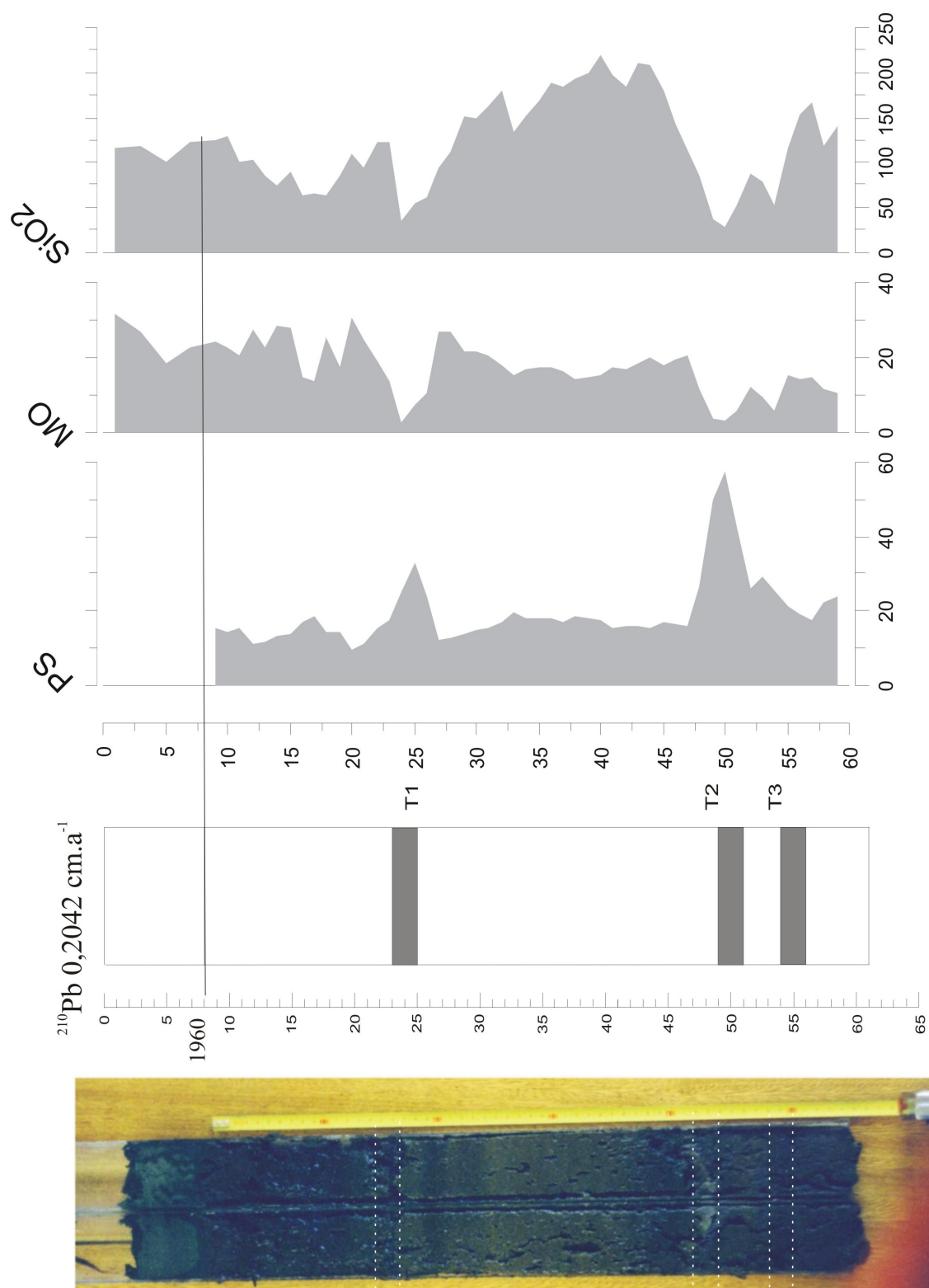


Figura 5.3.1. Testigo Lago El Trébol.

Foto del perfil sedimentario y esquema mostrando los niveles de tefra observados (T).
Curvas de peso seco y materia orgánica, expresadas en % y sílice biogénica en mg.g⁻¹

no se registraron los valores de peso húmedo de los 8 cm superficiales de sedimento fluido.

El perfil de materia orgánica oscila entre 3%, el valor mínimo obtenido en el cm 43 y 31 %, el valor máximo obtenido en el cm 1. La curva muestra tres disminuciones puntuales, coincidentes con la presencia de ceniza volcánica, en los cm 24, 50 y 54.

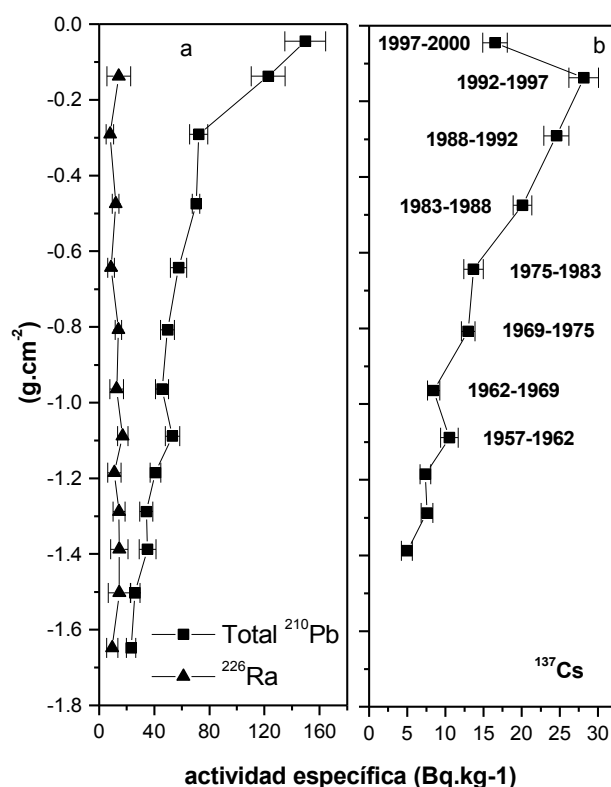


Figura 5.3.2. Lago El Trébol. Perfiles de actividad específica de (a) ^{226}Ra y ^{210}Pb total y (b) de ^{137}Cs .

Asimismo, es evidente un aumento significativo en los 19 cm superiores, con una media de 22,7%, con respecto a los cm comprendidos entre los estratos de tefras 24 y 50, cuya media es 17,6%.

La curva de sílice biogénica, aunque como la materia orgánica disminuye ante la presencia de ceniza volcánica, refleja una forma inversa al perfil de materia orgánica. Es decir, disminuye en los 19 cm superiores con una media de $99,6 \text{ mg.g}^{-1}$ de peso seco, en

relación a los cm comprendidos entre los estratos de tefra observados en los cm 24 y 50, cuya media es de $155,2 \text{ mg.g}^{-1}$ de peso seco de sílice biogénica.

5.3.3. Discusión

De los ambientes estudiados, este lago presenta los valores máximos de materia orgánica y sílice biogénica. Esto concuerda con el hecho de que es el lago donde se registraron las mayores concentraciones de clorofila a $1,34 \text{ mg.m}^{-3}$, feofitina a $2,8 \text{ mg.m}^{-3}$ en relación con otros ambientes dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (Morris, 1995).

Asimismo en un trabajo multidisciplinario paleolimnológico previo del lago El Trébol (Bianchi et al., 1999) ya se observa un cambio en las condiciones tróficas del lago desde la transición Última Glaciación- Holoceno, simultáneo a la transformación del ecosistema terrestre. El reemplazo de una vegetación abierta ampliamente diversa por el bosque es sincrónico con el incremento de productividad autóctona en el cuerpo de agua. Si bien la tendencia de los parámetros geoquímicos y biológicos indican un incremento gradual en el status trófico, la productividad del lago continúa muy baja hasta el presente.

Los resultados observados en los perfiles de materia orgánica y sílice biogénica corroboran la tendencia registrada en el trabajo de Bianchi et al. (1999). El aumento de sílice biogénica entre los cm 24 y 50, así como su posterior descenso en los últimos 19 cm podría deberse a un cambio en la comunidad de diatomeas del lago.

5.4. Laguna El Toro

El testigo sedimentario Laguna El Toro, de 32,5 cm, fue extraído en mayo de 2002 (figura 5.4.1) a 4 m de profundidad y fue submuestreado cada 1 cm.

El perfil sedimentario puede ser dividido claramente en 2 secciones por su coloración: una superior (0-10 cm) compuesta por gyttja arcillosa, de color marrón

oscuro, con una zona algo perturbada en estrato 8-10 cm por la presencia de vegetación, y una inferior de (11-32,5 cm) arcillosa de color grisáceo, con 4 niveles de tefra intercalados, en los cm 10-12, 16-18, 19-22, 30-32,5, los que se indican con la letra T en la figura 5.4.1.

5.4.1. Fechado de los testigos con ^{210}Pb y ^{237}Cs .

El testigo se intentó datar mediante la técnica de ^{210}Pb lo cual no fue posible debido a que los valores de actividad específica fueron muy bajos y mostraron un comportamiento no exponencial; por el contrario, se lograron muy buenos resultados mediante la técnica de ^{137}Cs (figura 5.4.2).

De acuerdo a la secuencia de depositación de ^{137}Cs observada en la región (Ribiero Guevara y Arribére, 2002) se puede considerar que los niveles superiores al cm 10 (4.1 g.cm^{-2}) incluyen los mayores aportes (Ribeiro Guevara, com pers.), correspondientes a los ensayos nucleares del Pacífico Sur que comenzaron en 1967, mientras que la actividad medida en el nivel 10-11 podría asociarse a depositaciones correspondientes a emisiones en el Hemisferio Norte, que en la región registraron un máximo en 1964. Teniendo en cuenta que el máximo de depositación de 1967 no es muy superior al registro de 1964, y que en años previos la región también recibió aportes de ^{137}Cs , y considerando además la movilización posterior de la depositación se pueden considerar los aportes de 1964 incluidos en el estrato 9-10 cm. Por lo tanto, el cm 10 se puede asignar al año 1963 para efectuar una estimación de la tasa de sedimentación promedio.

Siguiendo ese criterio, la tasa de sedimentación promedio estimada en el período 1963-2002 con ^{137}Cs fue $0,105 \text{ g.cm}^{-2}.\text{a}^{-1}$ ($0,256 \text{ cm.a}^{-1}$).

5.4.2. Resultados peso seco, materia orgánica y sílice biogénica

Los perfiles de peso seco, materia orgánica y sílice biogénica obtenidos del testigo sedimentario de la Laguna El Toro se muestran en la figura 5.4.1.

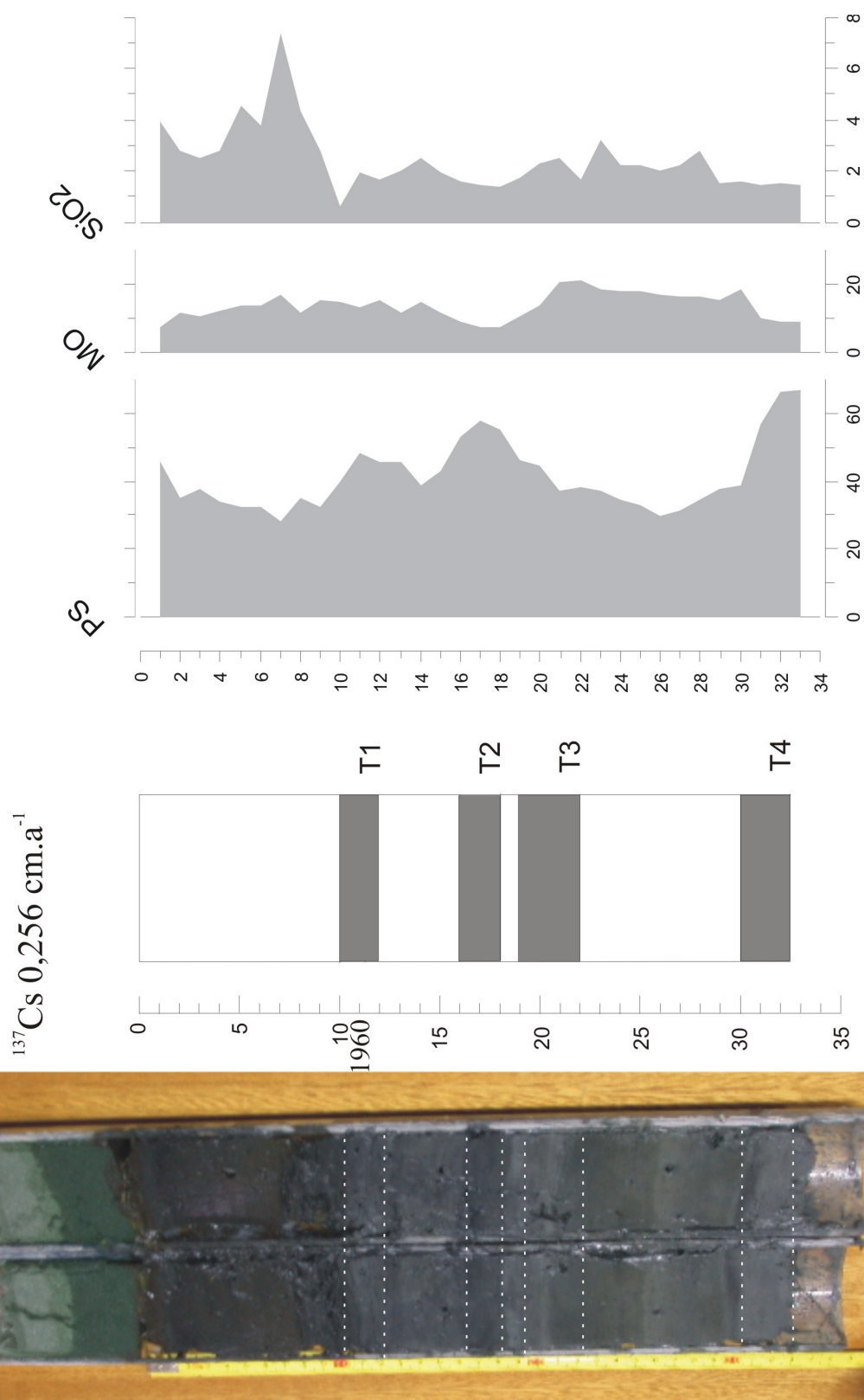


Figura 5.4.1. Testigo Laguna El Toro.

Foto del perfil sedimentario y esquema mostrando los niveles de tefra observados (T).

Curvas de peso seco y materia orgánica, expresadas en % y sílice biogénica en mg.g⁻¹

Los porcentajes de peso seco se mantienen aproximadamente constantes durante todo el perfil, con una media de 35%, salvo incrementos marcados coincidentes con los niveles de tefra en los cm 32,5; 17 y 11, con valores de 67, 58 y 48 %, respectivamente.

El porcentaje mínimo, 28%, se observa en el cm 7, con un gradual aumento hacia los niveles más superficiales, observándose en el cm 1 un valor de 45%.

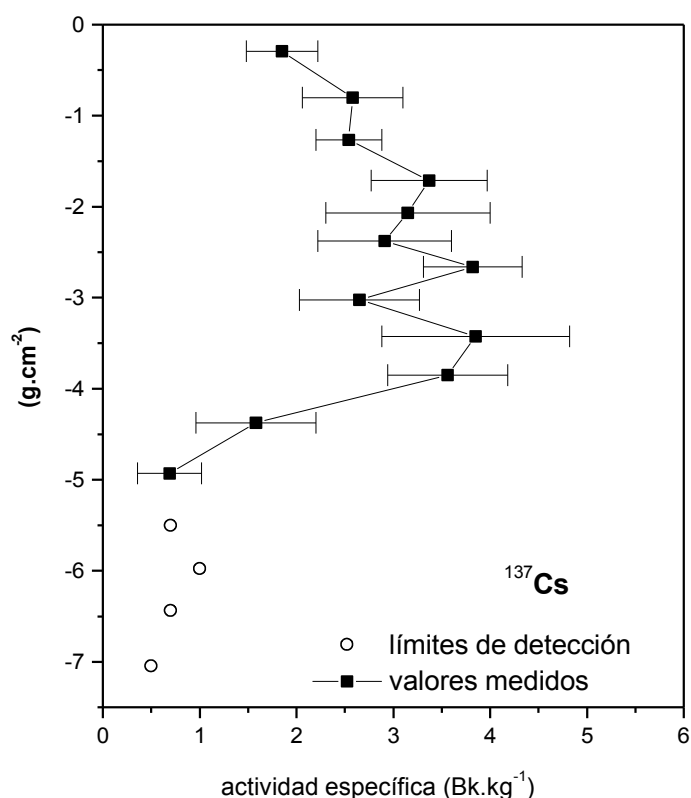


Figura 5.4.2. Laguna El Toro. Perfil de actividad específica de ¹³⁷Cs.

En este testigo los valores de materia orgánica oscilaron entre 7 y 21 %, en los cm 17 y 22, respectivamente. La curva evidencia 2 zonas: desde el cm 21 al 30 presenta una media de 17,9 %, mientras que en los 14 cm superiores la media es del 13%, con disminuciones puntuales coincidentes con los niveles de tefra a lo largo del perfil. Asimismo, se observa una gradual disminución desde el cm 6 hacia los estratos más superficiales, con un valor de 8% en el cm 1.

La curva de sílice biogénica presenta, desde el cm 11 hacia los estratos más profundos, una media de 2 mg.g⁻¹ de peso seco. Luego del valor mínimo observado en el cm 10, 0,60 mg.g⁻¹, muestra un aumento significativo hacia los niveles más superficiales, con una media de 3,9 mg.g⁻¹ y un pico abrupto en el cm 7, de 7 mg.g⁻¹.

5.4.3. Discusión

Al observar la figura 4.1.4, se evidencia un cambio muy evidente en el perfil de sílice biogénica en los 8 cm más superficiales.

Dadas las características de este ambiente salobre (ver capítulo 3, inciso 3.2.3), los bajos valores de sílice biogénica observados (mínimos, con respecto a los restantes ambientes estudiados), podrían deberse a la relación existente entre las tasas de disolución de sílice biogénica y la concentración de sólidos disueltos (Lent & Lyons, 2001). Es decir, las tasas de disolución de sílice biogénica en la columna de agua podrían estar relacionadas con bajos niveles de agua y con altas concentraciones de sólidos disueltos. Cabe señalar que en esos niveles por debajo del cm 9, los valores de materia orgánica son más elevados que en los estratos superiores.

El aumento observado en la curva de sílice biogénica en los 8 cm superiores, podría deberse a un aumento en el nivel de agua, lo que implica un aumento en su acumulación de sílice biogénica (Lent & Lyons, 2001). En la foto del testigo (figura 5.1.4) puede observarse un estrato entre los cm 8-10, ligeramente perturbado debido a la presencia de vegetación encontrada en este nivel al abrir el testigo, lo que podría estar sustentando la idea de un muy bajo nivel de agua en ese momento.

Es importante señalar que en el año 1973, coincidente con el nivel 7-8 cm, se inaugura el embalse Ramos Mexía (Reseña histórica de Hidronor S.A.²), lo cual podría haber ocasionado un aumento local en las precipitaciones desde esa fecha, aumentando, por consiguiente el nivel de agua de la laguna, lo que llevaría a una disminución en la

² <http://mepriv.mecon.gov.ar/Hidronor/ResHistorica.htm>

concentración de sólidos disueltos y por lo tanto a un aumento en la precipitación de la sílice biogénica. Otra posibilidad es que el estrato de ceniza volcánica haya aportado sílice al agua, incrementando así el número de diatomeas, lo que se reflejaría en un aumento de la concentración de sílice (Hardardóttir et al., 2001). De acuerdo al fechado con ^{137}Cs , el primer estrato ceniza volcánica (cm 11) corresponde al período 1957-1960, coincidente con la erupción del Cordón Caulle-Puyehue en 1960.

Resulta evidente la existencia de algún cambio en las condiciones de la laguna, que permite un aumento en la productividad algal desde el cm 7-8, que corresponde a los años 1971-1975 según el fechado con ^{137}Cs .

5.5. Síntesis de los resultados

Variaciones temporales de la materia orgánica y la sílice biogénica son evidentes en los ambientes lacustres estudiados. En términos generales, dicha variación, se observa como disminuciones puntuales en ambos parámetros coincidentes con la presencia de horizontes de ceniza volcánica, siendo las más recientes pertenecientes a los eventos del Cordón Caulle (región Puyehue-Cordón Caulle) producidos en 1921-1922 y 1960.

Asimismo, los lagos Morenito y El Trébol presentan notables aumentos en los porcentajes de materia orgánica en los estratos más superficiales, siendo ambos ambientes los que presentan los mayores valores registrados (24% y 31% respectivamente) entre los ambientes estudiados.

La sílice biogénica muestra una amplia oscilación en todos los lagos. Aunque, en general, el perfil de sílice biogénica acompaña la curva de materia orgánica, en los estratos superficiales del lago El Trébol y la laguna El Toro, ese sector de la curva presenta una forma inversa.

Las concentraciones más elevadas de sílice biogénica fueron medidas en los lagos El Trébol y Morenito, 155 mg.g⁻¹ de peso seco y 90 mg.g⁻¹ de peso seco respectivamente, y los valores más bajos, considerando los máximos, fueron medidos en la laguna El Toro (7 mg.g⁻¹ de peso seco) y el lago Tonček (15 mg.g⁻¹ de peso seco).

6. RESULTADOS II: CHIRONOMIDAE

En este capítulo se presentan los resultados obtenidos al analizar las comunidades de quironómidos observadas en las secuencias sedimentarias de los distintos ambientes estudiados y se discuten los mismos.

6.1. Lago Tonček

De los 1352 restos subfósiles de quironómidos hallados en las muestras examinadas se determinaron 12 taxa (ver tabla 9 apéndice II), pertenecientes a las siguientes 4 subfamilias Orthoclaadiinae, Tanypodinae, Podonominae y Chironominae (figura 6.1.1).

En la figura 6.1.1 se observa la curva de abundancia expresada en número de individuos por gramo de peso seco. La curva no evidencia mayores variaciones a lo largo de todo el perfil, presentando una abundancia media de 56 ind.g⁻¹ de peso seco y disminuciones puntuales en los niveles que contienen cenizas volcánicas.

Considerando la totalidad de las cápsulas cefálicas halladas en el testigo sedimentario, la subfamilia Orthoclaadiinae presenta la mayor abundancia (70%). En orden decreciente, la subfamilia Podonominae presenta el 14%, la subfamilia Tanypodinae 12% y la subfamilia Chironominae (tribu Chironomini) 3% (figura 6.1.1).

A lo largo del perfil se pueden diferenciar 3 zonas (figura 6.1.2), obtenidas a partir del programa CONISS (Grimm, 1987). La zona TCK I (69-28 cm) incluye dos subzonas: la subzona TCK Ia (54-69 cm) donde los taxa más abundantes son *?Pseudosmittia* Goetghebuer (41%), Podonomini (17%), Macropelopiini ind.1 (15%) y *?Paratrichocladius* Santos Abreu (14%), seguidos por Orthoclaadiinae indet.3

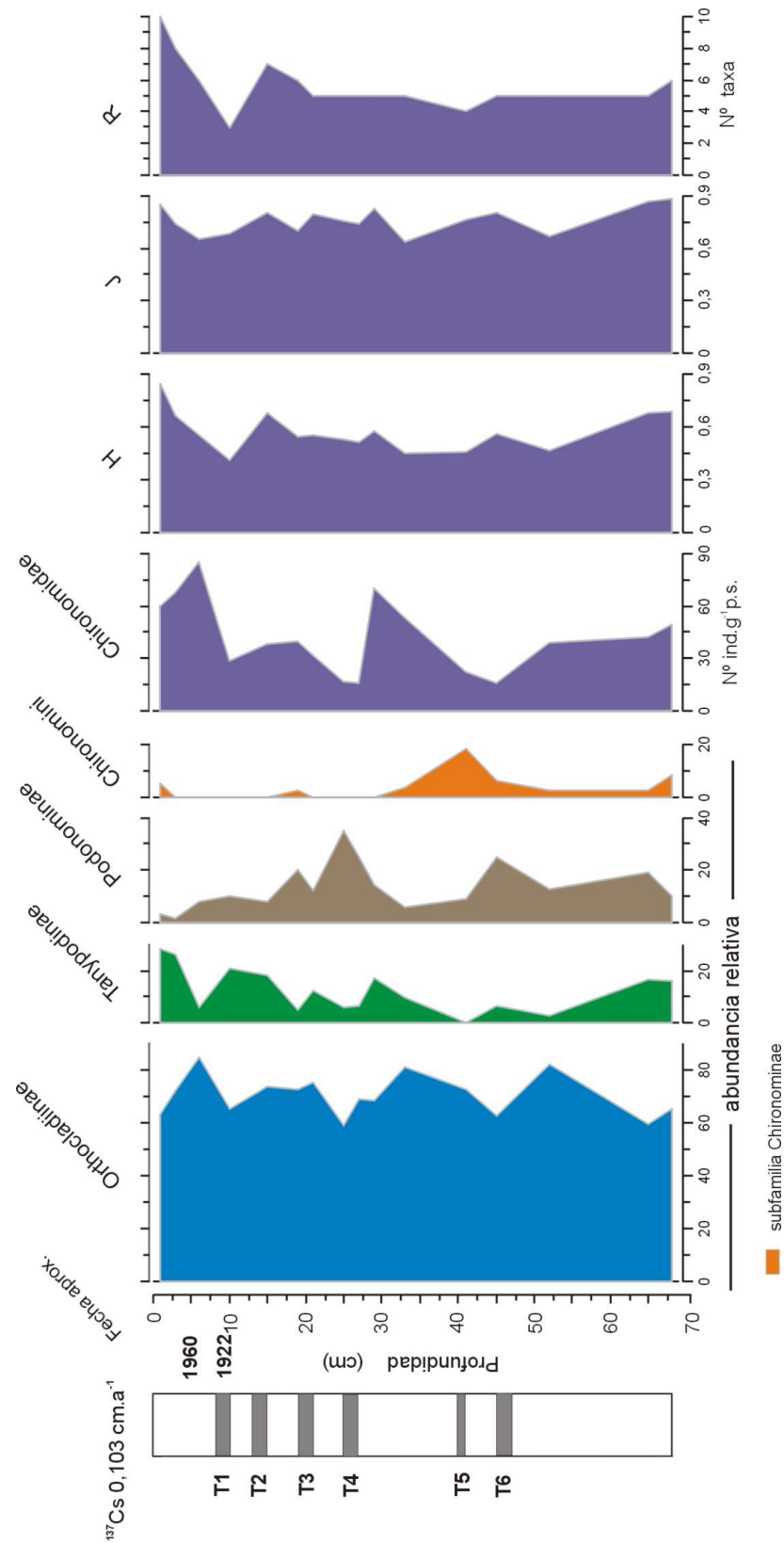


Figura 6.1.1. Lago Tonček.

Abundancia relativa (%) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae.

Chironomidae, expresando la abundancia total como nº de cápsulas cefálicas.g⁻¹ de peso seco.

Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

(5%), Chironomini indet.1 (4%) y *Parakiefferiella* Thienemann (3%).

La subzona TCK Ib (53-25 cm) se caracteriza por una asociación similar a la subzona descrita anteriormente (?*Pseudosmittia* 61%, Podonomini 14%, ?*Paratrichocladius* 13% y Macropelopiini indet.1 12%), aunque sin la presencia de los ortocladinos menos abundantes. En los niveles superiores de esta subzona (cm 25- 27) coincidentes con un estrato de tefra, se observan diferencias en cuanto a las abundancias relativas de los taxa más abundantes (?*Pseudosmittia* 51%, Podonomini 30%, ?*Paratrichocladius* 6% y Macropelopiini indet.1 6%). Además reaparece *Parakiefferiella* con 6% de abundancia relativa.

La zona TCK II (24-6 cm) incluye dos subzonas: en la subzona TCK IIa (24-11 cm) mantiene el mismo ensamble anterior: ?*Pseudosmittia* (52%), Podonomini (13%) Macropelopiini indet.1 (12%) y ?*Paratrichocladius* (10%), con la diferencia que aparecen nuevos taxa, ?*Parapsectrocladius* Cranston (9%) y Orthoclaadiinae indet.4 con mínimos valores de abundancia relativa, y reaparece, aunque con muy bajos valores, Chironomini indet. 1, que se encontraba ausente desde el cm 32. En la subzona TCK IIb (10-6 cm) la asociación es muy similar a la subzona anterior, salvo por la ausencia Orthoclaadiinae indet.4.

La zona TCK III (5-0 cm) se caracteriza por una mayor riqueza específica, por lo tanto hay un cambio en las abundancias relativas de los taxa (Macropelopiini indet.1, 28%; ?*Pseudosmittia*, 21%; ?*Parapsectrocladius*, 13%; ?*Paratrichocladius*, 8% y Podonominae, 2%), reaparición de otros: Orthoclaadiinae indet.4 (7%) y *Parakiefferiella* (5%), ausentes en la subzona anterior (TCK IIb) y la presencia de nuevos: Orthoclaadiinae indet.2 (5%), Orthoclaadiinae indet.1 (4%)y ?*Microtendipes* Kieffer (2%).

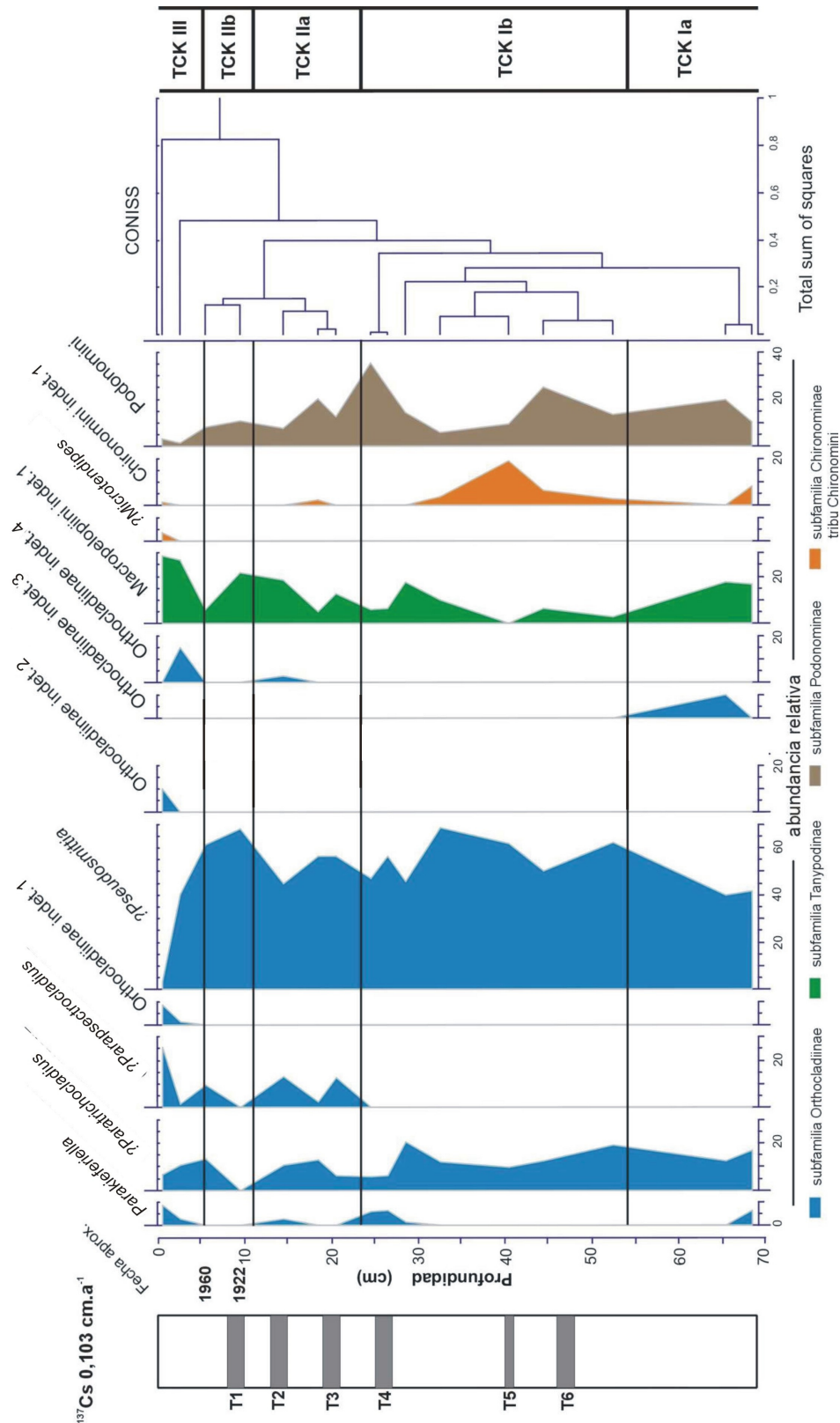


Figura 6.1.2. Lago Tonček.

Abundancia relativa (%) de los taxa de la familia Chironomidae presentes en el testigo sedimentario.

Zonas definidas a partir del diagrama originado por el CONISS, referidas en el texto.

Las curvas de diversidad y equitatividad (figura 6.1.1) no evidencian mayores cambios, con una media que oscila entre 0,57 y 0,76 respectivamente. El valor máximo de diversidad, 0,85 se encuentra en el cm 1 y el máximo de equitatividad, 0,88, en el estrato más profundo. Coincidentes con los estratos de tefra se observan leves variaciones, disminuciones en la diversidad e incrementos en la equitatividad. En cuanto al perfil de riqueza específica, acompaña a la curva de diversidad evidenciando un aumento en los estratos superiores del testigo.

6.1.1. Discusión

En las figuras 6.1.1 y 6.1.2 se observa que la subfamilia Orthoclaadiinae es la más abundante y diversa a lo largo del testigo extraído en el Lago Tonček. Esto concuerda con que este ambiente se encuentra en la región Neotropical, donde la subfamilia Orthoclaadiinae caracteriza a la fauna de alta montaña y regiones templado-frías. La presencia de Podonominae, que incluye taxa estenotermos fríos, con requerimientos de altas concentraciones de oxígeno caracteriza a ambientes reófilos y alimentados con agua de deshielo (Ashe et al., 1987).

Las asociaciones de quironómidos observadas a lo largo del perfil, incluyen las subfamilias Orthoclaadiinae (73%), Tanypodinae (14%), Podonominae (11%) y Tribu Chironomini (2%). Es importante señalar la presencia de las familias Ceratopogonidae y Simuliidae (obs. pers.), en varios niveles del perfil sedimentario, aunque con mínimos valores de abundancia. Esta comunidad (excepto por las ausencias de Diamesinae y Tanytarsini) es muy similar a la comunidad observada por Roback & Coffman (1983), en ambientes de altura del altiplano (Bolivia-Perú), lo que estaría evidenciando una continuidad de la fauna de altura en los Andes de Sudamérica.

Si bien se pueden diferenciar distintas zonas al comparar las asociaciones de quironómidos, cabe señalar que un solo taxón, *?Pseudosmittia*, es el que domina a lo

largo de todo el perfil sedimentario, con una abundancia relativa de aproximadamente el 50%. Excepto en el nivel más superficial donde se observa un cambio significativo en la comunidad, un aumento en la diversidad y donde *Pseudosmittia* sólo presenta el 3% de abundancia relativa. Si bien la mayoría de las especies del género *Pseudosmittia* son terrestres o semi-terrestres, otras se encuentran en las zonas anegadas del litoral de ambientes lacustres, mientras que algunas se encuentran en ambientes lóticos (Coffman & Ferrington, 1996; Cranston et al., 1983; Epler, 2001). Dada la presencia de podonominos y simúlidos, predominantemente reófilos, es válido considerar este taxón como perteneciente a ambientes lóticos.

Los aumentos en las abundancias de la tribu Podonomini coinciden con las disminuciones de materia orgánica, las cuales se asocian con los estratos de tefra. Esto último indicaría que muchos taxa de la subfamilia Podonominae prefieren aguas conteniendo grandes cantidades de material abrasivo suspendido (arena gruesa y grava) (Ashe et al., 1987).

A lo largo del perfil sedimentario no se evidencian mayores cambios, además de los coincidentes con los estratos de ceniza volcánica, donde se observa una fuerte disminución en la abundancia de quironómidos. Sin embargo, en los niveles más superficiales se observa un leve aumento en la abundancia, riqueza específica, diversidad en la subfamilia Tanypodinae, en detrimento de la subfamilia Podonominae. Es importante destacar que en los mismos niveles se observan leves aumentos en la materia orgánica y la sílice biogénica (figura 5.1.1). Dichos cambios ocurridos en décadas recientes podrían asociarse, por un lado, a la escasa, pero existente, influencia antrópica, dado que desde la construcción del refugio Frey (1957) hay una mayor afluencia turística en la zona. Por otro lado, podría ocurrir que el leve aumento de la riqueza específica se deba a que actualmente se observa una gran zona

de inundación durante el verano, por aporte de agua de deshielo, lo que ampliaría el número de hábitats disponibles. Esto concuerda con lo observado por Gandouin & Franquet (2002) en el lago “Long Inférieur”, (Francia), durante el Holoceno, donde señalan que un incremento en la heterogeneidad espacial, beneficia a taxa predadores, reflejado en este ambiente por el aumento en la abundancia de tanipodinos.

6.2. Lago Morenito

De la revisión de 1649 restos subfósiles de quironómidos analizados en 50 muestras de sedimento del lago Morenito, se identificaron 16 taxa (tabla 10, apéndice II) pertenecientes a 3 subfamilias: Chironominae (tribus Chironomini, Tanytarsini y Pseudochironomini), Tanypodinae y Orthocladiinae (figura 6.2.1).

En la figura 6.2.1 se observa la curva de abundancia, en la cual se evidencia un aumento gradual desde los estratos inferiores hacia los superficiales, que se hace más abrupto en los 11 cm superiores. Desde los estratos más profundos hasta el cm 11 (1930 AD aprox.) la abundancia presenta una media de 7 ind.g⁻¹ de peso seco, mientras que en los estratos más superficiales la media es de 80 ind.g⁻¹ de peso seco.

La subfamilia Chironominae es la más abundante, 59 %, considerando todo el perfil sedimentario, (tribus Chironomini 31%, Tanytarsini 19,5% y Pseudochironomini 8,5%), continúa la subfamilia Tanypodinae, que presenta el 39,5%, y la subfamilia Orthocladiinae con sólo el 1,5%.

En la secuencia sedimentaria (figura 6.2.2) se identifican 2 zonas y 5 subzonas. La zona MITO I (50-16 cm), que incluye 2 subzonas: la subzona MITO Ia (50-29 cm) caracterizada por los taxa: *Djalmabatista* Fittkau (41%) y *Dicrotendipes* Kieffer (36%) y en los estratos más profundos por *?Riethia* Kieffer (27%). Se observan otros con

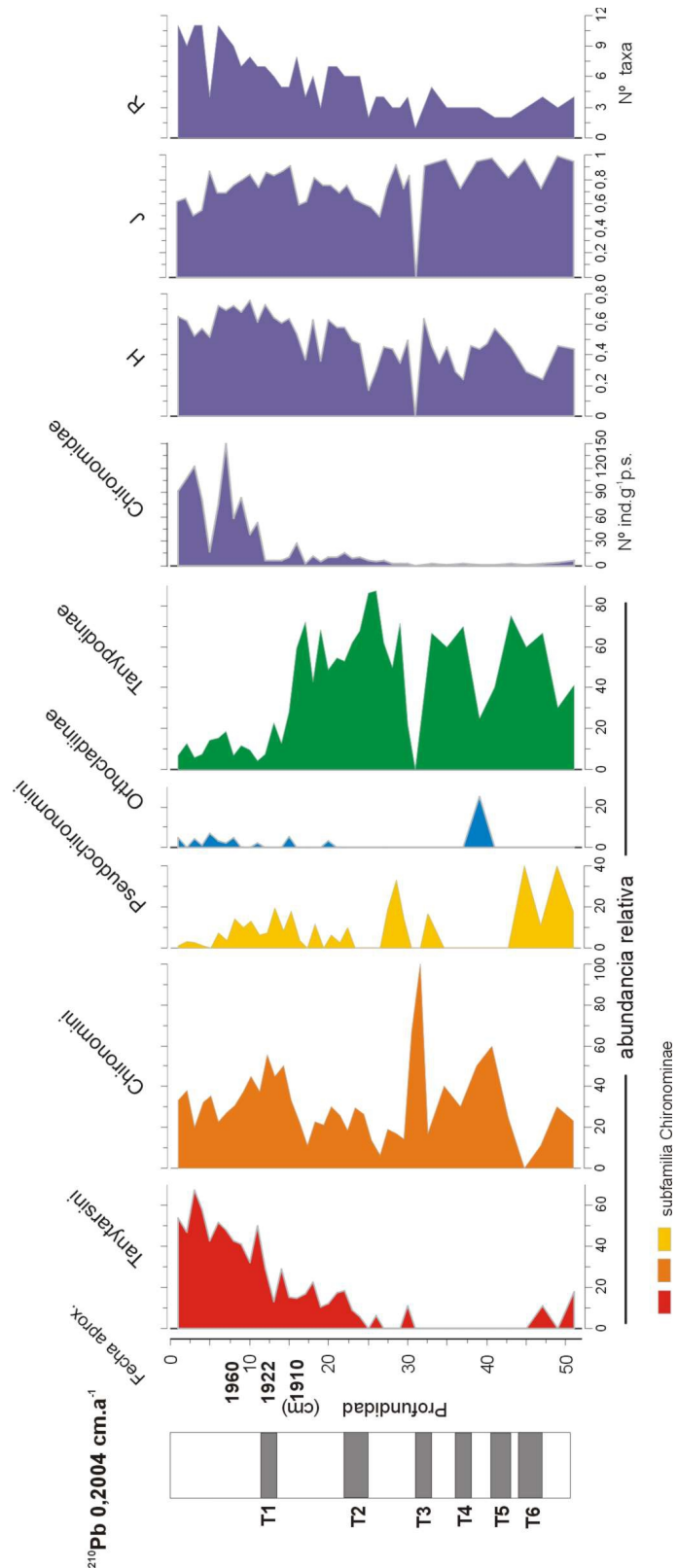


Figura 6.2.1. Lago Morenito.

Abundancia relativa (%) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae.

Chironomidae, expresando la abundancia total como nº de cápsulas cefálicas.g⁻¹ de peso seco.

Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

muy baja abundancia relativa como *Ablabesmyia* Johannsen (3%), *?Paratrichocladius* (2%) y *?Paracladopelma* (1%). En la subzona MITO Ib (28-16 cm) se observa una dominancia de *Djalmabatista* (62%), y aunque menos abundante, es importante la presencia de *Dicrotendipes* (14%) y *?Riethia* (8%). Aparecen otros taxa como Tanytarsini (10%), y con valores mínimos de abundancia relativa *Chironomus* indet.1 y *?Phaenopsectra* Kieffer.

La zona MITO II (15-0 cm) es caracterizada por un aumento en la diversidad, la dominancia de Tanytarsini y la disminución de los dos taxa dominantes en la zona más profunda: *Dicrotendipes* y *Djalmabatista*. Incluye 3 subzonas: la subzona MITO IIa (15-12 cm), que se distingue por los taxa: *Dicrotendipes* (37%), Tanytarsini (23%), *Djalmabatista* (16%), *?Riethia* (13%) y *Chironomus* indet.1 (5%). La subzona MITO IIb (11-9 cm), caracterizada por los taxa: Tanytarsini (44%), *Chironomus* indet.1 (26%), *?Riethia* (11%), *Dicrotendipes* (8%), *Djalmabatista* (6%) y *Polypedilum* Kieffer indet. 1 (2%) y aparecen *Parachironomus* Lenz y *?Parapsectrocladius* con valores mínimos de abundancia relativa. Por último, la subzona MITO IIc (8-0 cm) que se diferencia por los taxa: Tanytarsini (51%), *Dicrotendipes* (23%), *Chironomus* indet.1 (5%) *Djalmabatista* (5%), *Ablabesmyia* (4%), *?Riethia* (4%), y aparecen *Clinotanypus* Kieffer y *?Larsia* Fittkau con abundancias relativas mínimas.

La curva de diversidad (figura 6.2.1), si bien oscila durante todo el perfil, evidencia un aumento gradual hacia los estratos más superficiales, presentando el valor máximo, 0,76 en el cm 10. Tanto los perfiles de riqueza específica como de abundancia acompañan la curva de diversidad, evidenciando un notable aumento en los niveles superiores.

En cuanto a la curva de equitatividad (figura 6.2.1), si bien oscila como la curva de diversidad, los máximos valores se encuentran en los estratos más profundos.

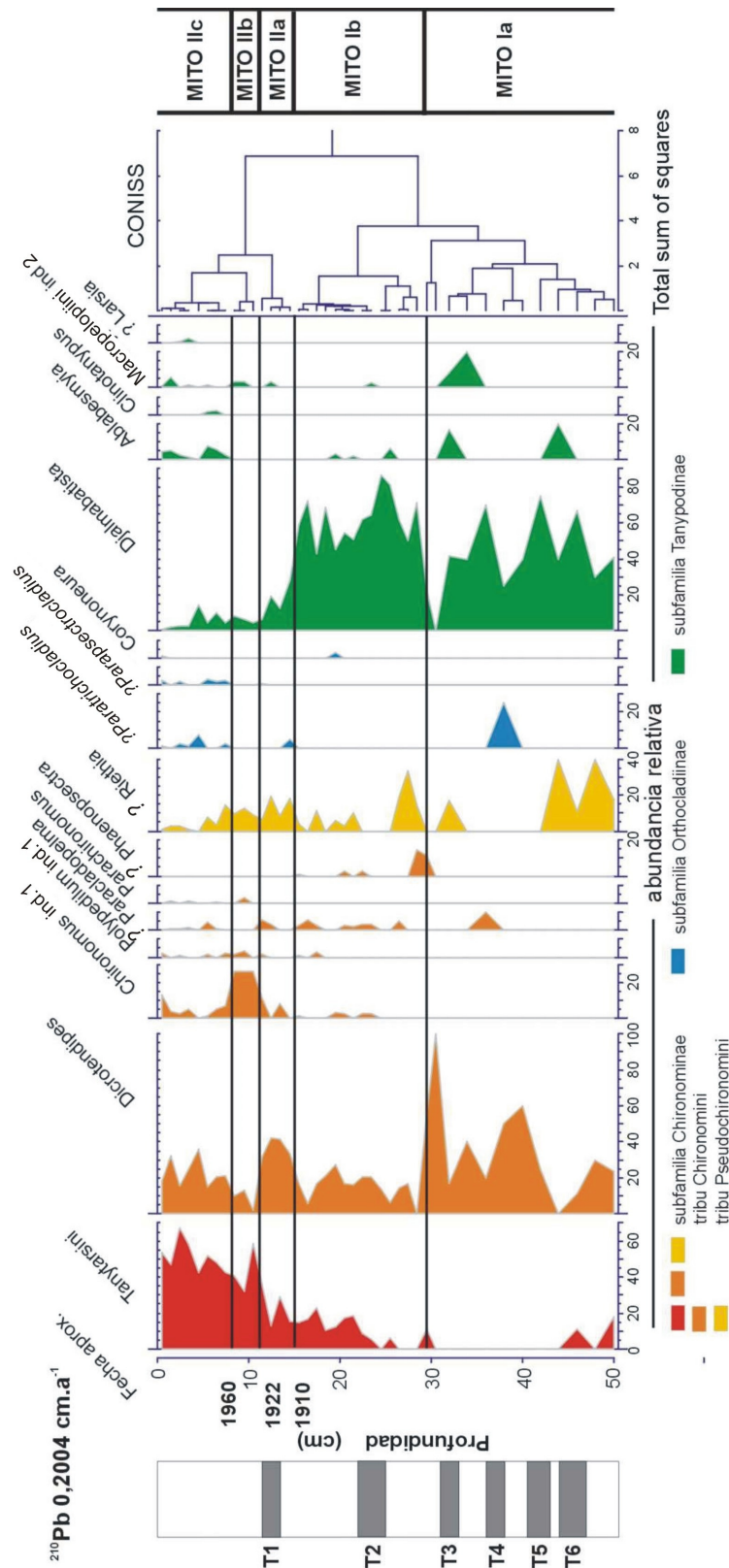


Figura 6.2.2. Lago Morenito.

Abundancia relativa (%) de los taxa más abundantes de la familia Chironomidae presentes en el testigo sedimentario.

Zonas definidas a partir del diagrama originado por el CONISS, referidas en el texto.

Tanto la curva de diversidad como la de equitatividad presentan disminuciones puntuales en los niveles que presentan ceniza volcánica, siendo 0 el valor mínimo de ambas curvas en el cm 31, debido a la presencia de un solo taxón en ese estrato.

6.2.1. Discusión

En el Lago Morenito, las subfamilias más abundantes a lo largo de todo el perfil son Chironominae y Tanypodinae, tal como se observa en la figura 6.2.1. Ambas subfamilias generalmente prefieren ambientes lénticos, de poca altitud y de medios a altos rangos de temperatura, y en la Región Neotropical caracterizan las tierras bajas tropical-subtropicales (Ashe et al., 1987; Brooks, 2001).

Los dos grandes grupos que surgen del CONISS (figura 6.2.2), indican un cambio significativo en el cm 15 (~1910). Este cambio se debe a que la comunidad dominada por la subfamilia Tanypodinae y la tribu Chironomini presente en los estratos inferiores, cambia a una comunidad dominada por la Tribu Tanytarsini y la mayor abundancia y constancia del género *Chironomus* (Tribu Chironomini). Este cambio coincide con un aumento en la abundancia y riqueza específica (figura 6.2.1), y además con un aumento muy significativo de la materia orgánica y sílice biogénica (figura 5.2.1).

La relación positiva entre la materia orgánica y la sílice biogénica con la producción bentónica en los 15 cm superiores, señalaría a los recursos alimenticios como el factor primario controlando la producción de quironómidos, tal como lo indican Itkonen et al. (1999).

El incremento de la naturaleza orgánica de los sedimentos, se debe probablemente al resultado de una mayor productividad del ambiente lacustre y de la cuenca, así como una disminución de la erosión en el área (Gandouin & Franquet, 2002). Por lo tanto, el incremento en la disponibilidad de nutrientes en el Lago

Morenito puede haber respondido al aumento de la actividad humana a partir de principios del siglo pasado, momento en el cual se lleva a cabo la primera introducción de salmónidos (Anales del Museo de la Patagonia, Perito F. Moreno, 1945; Vigliano et al., 2001, Buria, 2001), y en la década del 30 cuando se comienzan importantes construcciones en el área (Anales del Museo de la Patagonia, Perito F. Moreno, 1945).

Además, la aparición del género *Chironomus* desde principios del siglo pasado y su aumento en el transcurso del mismo, también estaría indicando un aumento en el estado trófico del lago (Walker, 1995)

Ante la presencia de estratos de ceniza volcánica se observan disminuciones puntuales en la abundancia y riqueza específica, recuperando rápidamente los valores pre-eventos.

Cabe recordar, que durante 1960 (cm 8) se producen dos eventos simultáneos, el cierre del Lago Morenito y la erupción del Cordón Caulle-Puyehue, por lo que resulta difícil discernir cuál de los eventos, o ambos, acentúa el cambio en la comunidad de quironómidos. Podría sugerirse, no obstante, que se vuelve más productivo dado el aislamiento del lago y parcial cierre de sistema hidrológico, coincidiendo con lo observado por Massaferrero et al (2005a).

6.3. Lago El Trébol

De los 8367 restos subfósiles de quironómidos hallados en las 43 muestras examinadas, se determinaron 17 taxa (tabla 11, apéndice II), pertenecientes a 3 subfamilias: Chironominae (tribus Chironomini, Tanytarsini y Pseudochironomini), Tanypodinae y Orthoclaadiinae (figura 6.3.1).

En la figura 6.3.1 se observa la curva de abundancia. Desde los estratos más profundos hasta el cm 37 la abundancia media es de 125 ind.g⁻¹ de peso seco, luego

comienza a incrementar hasta alcanzar el valor máximo de 766 ind.g⁻¹ de peso seco en el cm 20. Desde el cm 19 hasta los niveles más superficiales desciende nuevamente la abundancia alcanzando un valor de 331 ind.g⁻¹ de peso seco en el cm 1. Los valores mínimos de abundancia coinciden con los estratos de tefra en los niveles 24, 50 y 55 con 50, 33, 55 ind.g⁻¹ de peso seco, respectivamente.

La subfamilia Chironominae presenta la mayor abundancia considerando la totalidad de las cápsulas cefálicas halladas en el testigo sedimentario (Tanytarsini 46%, Chironomini 37% y Pseudochironomini 3%), la subfamilia Tanypodinae presenta el 11 %, y la subfamilia Orthocladiinae el 3% (figura 6.3.1).

En la figura 6.3.2, sólo se observan 13 taxa, dado los mínimos valores de abundancia relativa de los restantes taxa. A lo largo del perfil se pueden apreciar dos zonas y 6 subzonas. La zona TRE I (61-36 cm), que incluye tres subzonas: TRE Ia (61-56 cm) donde los taxa más abundantes son *Chironomus* indet.1 (49%), ? *Paracladopelma* (15%) y *Dicrotendipes* (14%) y, con valores bajos de abundancia relativa, se observan otros taxa como *Djalmabatista* (5%), ?*Riethia* (4%), Tanytarsini (4%) y *Ablabesmyia* (3%). La subzona TRE Ib (55-44 cm) se caracteriza por la presencia de Tanytarsini (52%) como el taxa más abundante. Se observa una significativa disminución de los taxa que caracterizaban la subzona TRE Ia, y un leve aumento de taxa como ?*Riethia* (5%), *Ablabesmyia* (4%), ?*Parapsectrocladius* (3%) y *Labrundinia* Fittkau (3%) y *Polypedilum* indet. 1 (1%). En la subzona TRE Ic (43-37 cm) se evidencia una asociación de taxa muy similar a la TRE Ia caracterizada por *Chironomus* indet.1 (47%), *Dicrotendipes* (10%) y ?*Paracladopelma* (10%), aunque la presencia de Tanytarsini (18%) sigue siendo importante.

La zona TRE II (36-0 cm) se caracteriza por la dominancia Tanytarsini (aprox. 60%); sin embargo, se pueden reconocer tres subzonas: la subzona TRE IIa (36-26 cm)

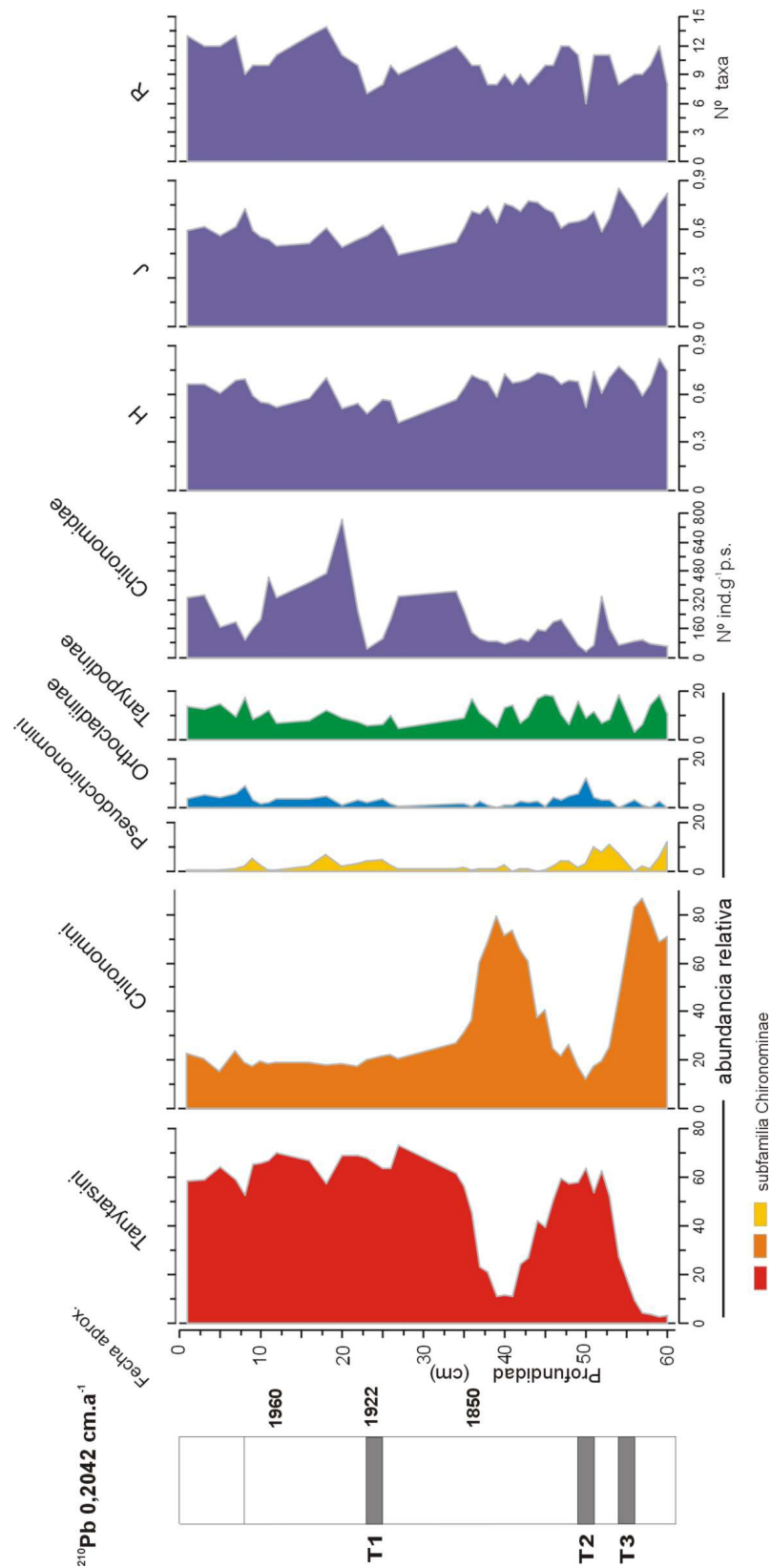


Figura 6.3.1. Lago El Trébol

Abundancia relativa (%) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae.

Chironomidae, expresando la abundancia total como nº de cápsulas cefálicas.g⁻¹ de peso seco.

Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

donde se destacan *Dicrotendipes* (15%) y *Chironomus* indet.1 (9%). La subzona TRE IIb (25-10 cm) es caracterizada por la aparición de nuevos taxa: *Lauterborniella* Thienemann & Bause, *Cryptochironomus* Kieffer, *Parakiefferiella* (no graficados en la figura 6.3.2, debido los mínimos valores de abundancia relativa, ver tabla 3 apéndice 3) y *Paratrichocladius*. Vuelven a ser más abundantes otros taxa, cuyas abundancias eran mínimas en la subzona anterior como *Parapsectrocladius* (3%), *Labrundinia* (2%) y *Parachironomus* (1%). Por último, la subzona TRE IIc (9-0 cm) mantiene la alta riqueza de especies de la subzona anterior, y aparece otro taxón, *Clinotanypus* (no graficado en la figura 6.3.2, debido a los mínimos valores de abundancia relativa, ver apéndice II, tabla 7).

Las curvas de diversidad y equitatividad (figura 6.3.1) presentan los máximos valores en los estratos más profundos (0,82 en el cm 60, y 0,85 en el cm 55 respectivamente). Puede observarse que ambas curvas presentan tres zonas: una que se extiende desde los 61 hasta los 37 cm, con una media 0,69 y 0,70; una zona intermedia, desde los 36 cm hasta los 10 cm, con una media menor (0,56 y 0,54, respectivamente), y una tercera zona, desde el cm 9 a la superficie, donde aumentan nuevamente las medias, con los siguientes valores: 0,66 y 0,62. Aunque en general no presenta una gran variabilidad, la riqueza específica muestra un leve aumento en los estratos superiores.

6.3.1. Discusión

La subfamilia Chironominae es la más abundante (figura 6.3.1) a lo largo del perfil sedimentario del lago El Trébol. Las características y preferencias de esta subfamilia fueron mencionadas en la discusión del Lago Morenito (inciso 6.2.1).

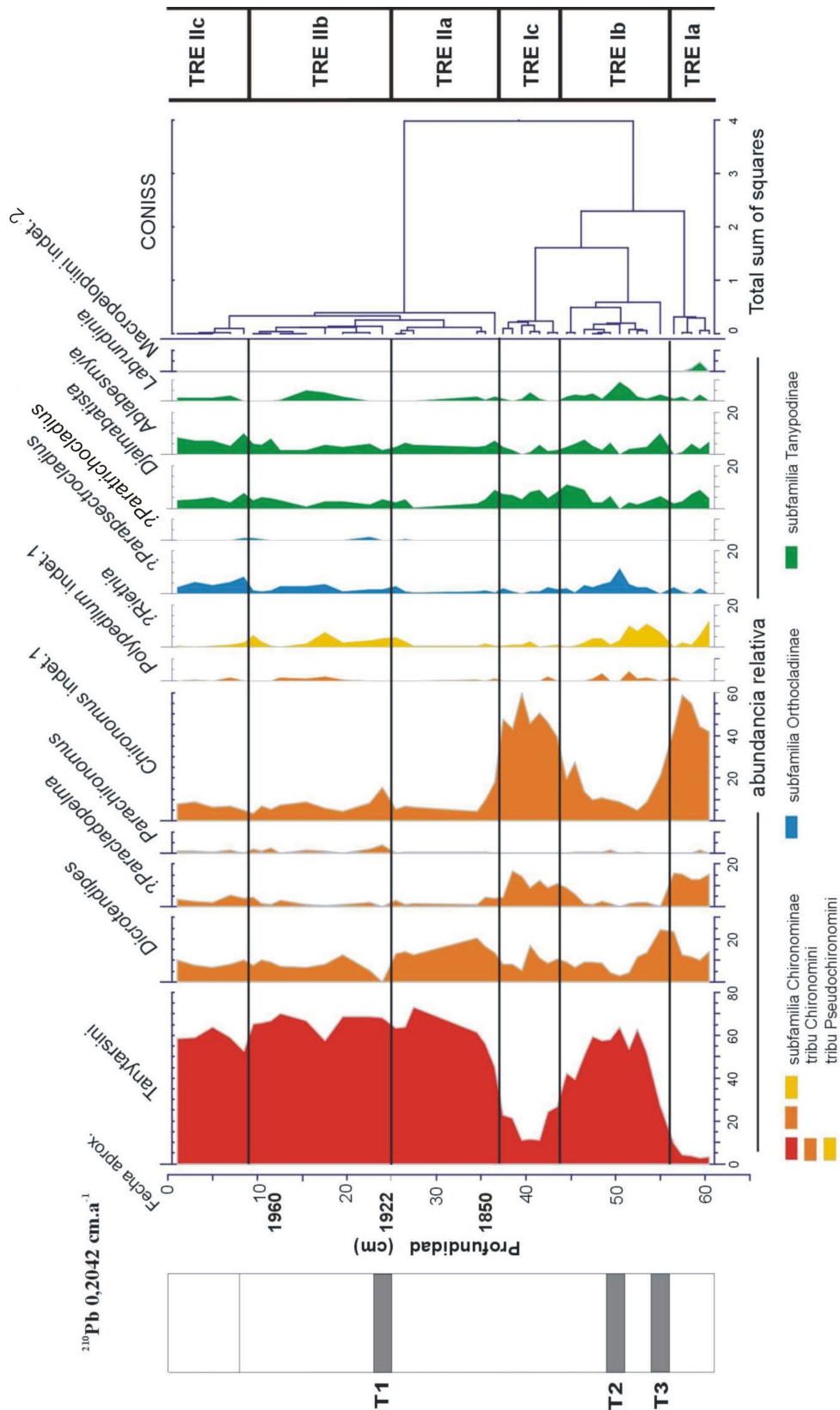


Figura 6.3.2. Lago El Trébol.

Abundancia relativa (%) de los taxa más abundantes de la familia Chironomidae presentes en el testigo sedimentario.

Zonas definidas a partir del diagrama originado por el CONISS, referidas en el texto.

Los dos mayores agrupamientos que surgen del CONISS (figura 6.3.2) se originan en el cm 36 (~ 1829-1834 AD¹), donde se observa un cambio en las asociaciones de quironómidos. La zona inferior (60-37 cm) esta dominada por *Chironomus* indet.1, y en la zona superior (36-0 cm) se observa una clara dominancia de la tribu Tanytarsini.

Aunque en la zona inferior, TRE I (61-35 cm) (fig 6.3.2), se observa una dominancia de *Chironomus* indet.1, se identifican 3 subzonas, que surgen de la alternancia de las dos comunidades mencionadas anteriormente, y que caracterizan a este ambiente. Es decir, la subzona más profunda, TRE Ia (61-56 cm), se caracteriza por una comunidad dominada por *Chironomus* indet.1, la subzona TRE Ib (55-44 cm) dominada por Tanytarsini y la subzona TRE Ic (43-37 cm) vuelve a ser una comunidad caracterizada por *Chironomus* indet.1. Por último, la zona superior, TRE II, nuevamente se caracteriza por la tribu Tanytarsini.

En el lago Escondido (Bariloche, Argentina), la presencia del género *Tanytarsus* van der Wulp, es mucho mayor en la zona litoral y sublitoral que en la zona profunda (Añón Suárez, 1997). Debido a las proximidades de ambos lagos, podemos concluir que este taxón tiene, en el lago El Trébol, una distribución más litoral más que profunda. Otros taxa, *Parapsectrocladius*, *Ablabesmyia* y *Labrundinia*, que acompañan la curva de Tanytarsini, se comportarían de la misma manera. Contrariamente, el género *Chironomus* se encuentra típicamente en la zona profunda (Saether, 1975, Brooks, 2001). Por consiguiente, podría considerarse una mayor profundidad del lago en las subzonas TRE Ia (61-56 cm) y la TRE Ic (43-37 cm), donde se observa una comunidad dominada por el género *Chironomus*.

El primer cambio de la asociación de quironómidos, desde la subzona TRE Ia, dominada por *Chironomus*, a la subzona TRE Ib, dominada por Tanytarsini, coincide

¹ Anno Domini.

con el primer estrato de ceniza volcánica (cm 46-48), por lo que podría asociarse este cambio al ingreso de material alóctono. Así, el cambio en la composición de la fauna de quironómidos podría deberse a cambios litológicos, a diferencias entre la fracción orgánica y mineral (Warwick, 1989), o bien a que ocurra una redepositación de restos de quironómidos litorales en la zona profunda (Stahl, 1969).

El aumento de la comunidad litoral luego del estrato de tefra concuerda con lo observado por Walker & Mathewes (1987a) post-Mazama en el Lago Marion (Canadá), quienes sugieren dos causas posibles: el incremento del hábitat litoral al tornarse más somero el ambiente lacustre por la mayor sedimentación, y que el aumento de esta comunidad se deba a la resuspensión de las cápsulas cefálicas desde el ambiente litoral de alta energía y que puedan ser transportadas a aguas más profundas.

Así, los cambios en la abundancia de *Chironomus* podrían asociarse a cambios en el nivel del agua (Brooks, 2000), y es posible que la actual composición dominada por Tanytarsini se deba a una expansión de la zona litoral (Stahl, 1969).

La alternancia de dichas asociaciones de quironómidos muestran una interesante relación con la materia orgánica y la sílice biogénica, pues mayores valores de sílice biogénica coinciden con la comunidad dominada por *Chironomus* indet.1 pero con bajos valores de materia orgánica, mientras que menores valores de sílice biogénica coinciden con una comunidad dominada por la tribu Tanytarsini y con mayores valores de materia orgánica.

Esta correlación positiva entre sílice y comunidad de *Chironomus* sugiere una mayor productividad lacustre, aunque no se evidencie un aumento en la materia orgánica; el cambio a una comunidad de Tanytarsini con aumento de la materia orgánica en los cm superiores, estaría indicando que el aumento de materia orgánica, podría provenir de fuentes alóctonas (Itkonen et al., 1999).

El lago El Trébol se originó a partir de la última deglaciación, cuando el gran paleolago proglacial fue drenado a través de los valles glaciares al Océano Pacífico. En los trabajos de Bianchi et al. (1997, 1999) desde la transición última glaciación-Holoceno, se observa un aumento en la productividad de este ambiente simultáneo a la transformación del ecosistema terrestre. El reemplazo de la vegetación abierta altamente diversa por bosque, es sincrónico con el incremento de la productividad autóctona en el cuerpo de agua. El reemplazo de una asociación de quironómidos litoral a una profunda, refleja un cambio de origen de la materia orgánica, desde alóctona a más autóctona, por lo que en los últimos 150 años AP, aproximadamente, al observarse un reemplazo desde fauna principalmente profunda a litoral, podría asociarse entonces a un aporte de material alóctono orgánico.

Por lo tanto, el hecho que la comunidad de quironómidos del Lago El Trébol no refleje mayores cambios desde el 1830 AD aproximadamente, evidencia que este ambiente no ha sido mayormente afectado por impactos antrópicos.

6.4. Laguna El Toro

Un total de 598 restos subfósiles de quironómidos fueron hallados en 14 muestras sedimentarias de la laguna El Toro. Se determinaron 9 taxa (tabla 12, apéndice II) pertenecientes a 2 subfamilias: Orthoclaadiinae y Chironominae (tribu Chironomini) (figura 5.4.1). Por debajo de los 14 cm, no se encontraron restos.

En la figura 6.4.1 se observa la curva de abundancia de los restos subfósiles en el perfil sedimentario. Desde el primer registro, en el cm 14, la abundancia se incrementa gradualmente, aunque en el cm10 se evidencia un abrupto aumento, con

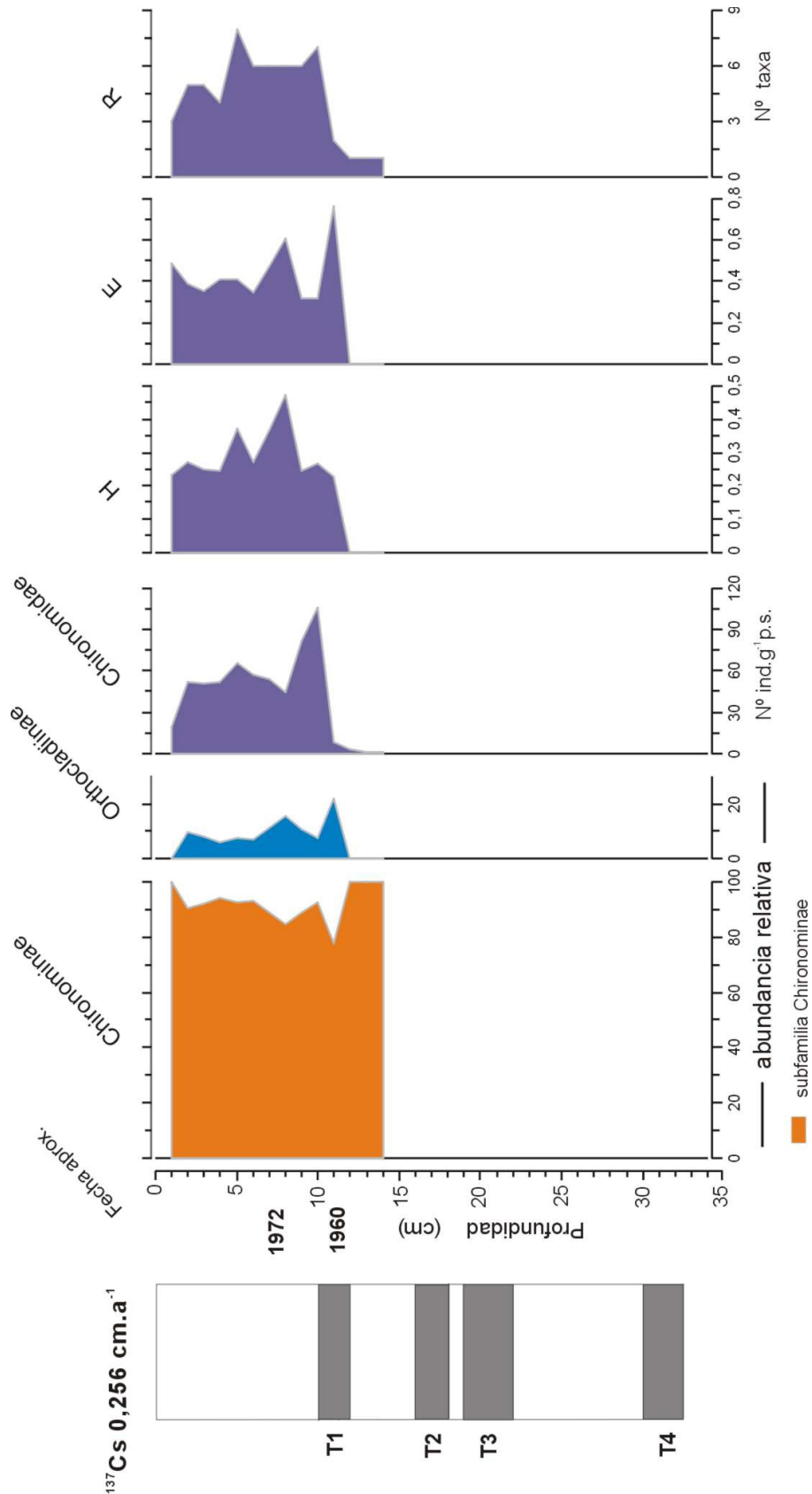


Figura 6.4.1. Laguna El Toro.

Abundancia relativa (%) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae.

Chironomidae, expresando la abundancia total como n° de cápsulas cefálicas.g⁻¹ de peso seco.

Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

una abundancia máxima de 106 ind.g⁻¹ de peso seco. A partir de aquí y hacia los estratos superiores se mantiene una media de abundancia de 51,8 ind.g⁻¹ de peso seco, con un leve aumento en el cm 5 (66 ind.g⁻¹ de peso seco) y una notable disminución en el estrato superficial de 19 ind.g⁻¹ de peso seco.

Chironominae es la subfamilia más abundante en todo el testigo, como se observa en la figura 6.4.1, con valores máximos en los cm 1, 12, 13 y 14 (100%) y mínimos en el cm 11 (78%). La curva de abundancia relativa de la subfamilia Orthoclaadiinae es inversa a la de la subfamilia Chironominae, observándose un valor máximo de 22%, en el cm 11 y uno mínimo de 6% en el cm 4.

Como se desprende de la figura 5.4.2, *Polypedilum* indet.2 es el taxon más abundante, representando un 83% del total de las cápsulas cefálicas de quironómidos encontradas. Los taxa que siguen en abundancia son *Chironomus* indet.2 (6%) y *Parapsectrocladius* (5%), mientras que los demás taxa presentan mínimos porcentajes de abundancia.

A lo largo del perfil se pueden apreciar 3 zonas (figura 6.4.2): zona TOR I (14-12cm), caracterizada por la presencia de un único taxon: *Polypedilum* indet.2. La zona TOR II (11-8cm), aunque *Polypedilum* indet.2 sigue siendo el taxón dominante, aparecen nuevos taxa registrándose la diversidad máxima en el cm 8 (figura 5.4.2). En los niveles más profundos de esta zona se observan *Parapsectrocladius* y *Chironomus* indet.2 y en los niveles superiores aparecen *Parachironomus* y Orthoclaadiinae indet.6 y otros taxa muy poco abundantes. Zona TOR III (7-0 cm) está dividida en tres subzonas: subzona TOR IIIa, caracterizada por la disminución de la mayoría de los taxa de la zona TOR II, salvo el aumento de *Orthoclaadius* /*Cricotopus* y Orthoclaadiinae indet.6; la subzona TOR IIIb, caracterizada por una mayor diversidad

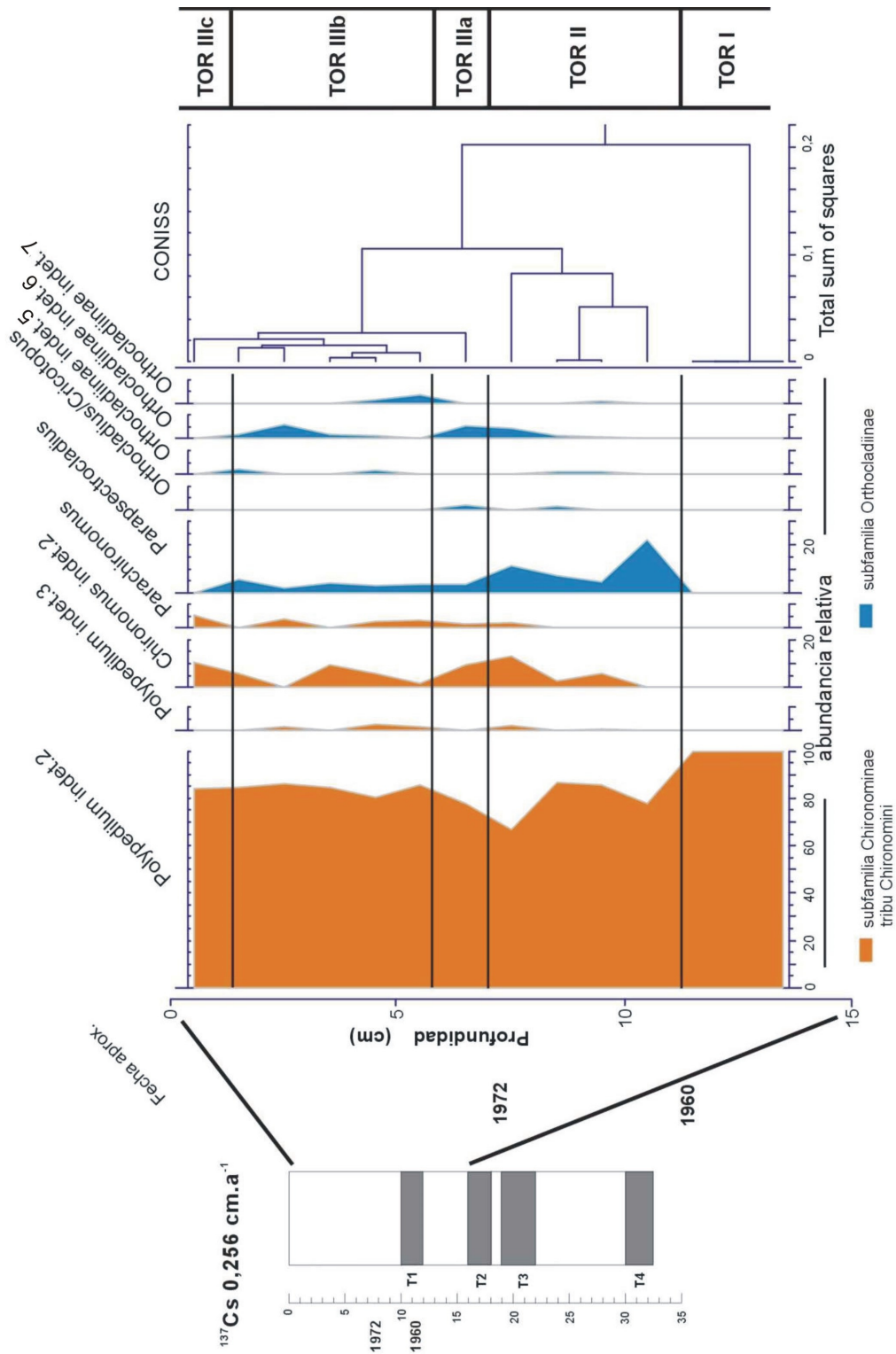


Figura 6.4.2. Laguna El Toro.

Abundancia relativa (%) de los taxa de la familia Chironomidae presentes en el testigo sedimentario.

Zonas definidas a partir del diagrama originado por el CONISS, referidas en el texto.

que la zona anterior; y la zona TOR IIIc, caracterizada por la ausencia de la subfamilia Orthoclaadiinae, como se registra en la zona TOR I.

La curva de diversidad (figura 6.4.1) presenta un valor máximo 0,47 en el cm 8, y otro aumento importante de 0,37 en el cm 5; en los demás estratos no varía demasiado, presentando una media de 0,25. En cuanto a la curva de equitatividad (J), se observan los mayores valores en los cm 11 y 8 (0,76 y 0,6 respectivamente). En los demás estratos no oscila demasiado (media de 0,39). La riqueza específica tiene un abrupto aumento en el cm 10, que se mantiene hasta alcanzar el valor máximo en el cm 5, desde este estrato disminuye gradualmente hasta el nivel más superficial.

6.4.1. Discusión

Al observar las figuras 6.4.1 y 6.4.2, es evidente la existencia de un cambio en este ambiente lacustre, que se visualiza en la variación de color y textura del sedimento (cap. 4, inciso 4.4) y que posibilita la aparición de restos de la familia Chironomidae en los 14 cm superiores del perfil sedimentario. La presencia de valvas de ostrácodos a lo largo de todo el testigo indica la existencia de sedimentos lacustres posteriores (más antiguos) que el cm14, lo cual estaría indicando que la ausencia de quironómidos está relacionada con condiciones ambientales locales.

Como se señaló en el capítulo 3, la conductividad de la laguna El Toro oscila entre 3950-8800 $\mu\text{S}.\text{cm}^{-1}$ (Tartarotti et al. 2004). Teniendo en cuenta la relación lineal de conductividad y salinidad del agua superficial encontrada en lagos canadienses estudiados por Walker et al. (1995), la misma se encontraría entre 3 a 6 $\text{g}.\text{L}^{-1}$. Estos valores de salinidad corresponden a un ambiente subsalino (0,5 a 3 $\text{g}.\text{L}^{-1}$) a hiposalino (3 a 20 $\text{g}.\text{L}^{-1}$) según la clasificación de Hammer et al. (1983) que incluye 5 categorías basado en la distribución y abundancia algal. Y se incluiría en la 3ª categoría de salinidad (1,3 a 10 $\text{g}.\text{L}^{-1}$), de las cuatro propuestas por Walker et al. (1995) sobre la

base de las asociaciones de quironómidos encontradas. Si bien no hay una fuerte correspondencia entre la clasificación de Hammer et al. (1983) y la distribución de la fauna observada por Walker et al. (1995); los quironómidos podrían proporcionar excelente evidencia de transiciones entre estados de agua dulce y moderadamente salino, pero no pueden seguirse exactamente los cambios de salinidad en el rango de 10 a $> 60 \text{ g.L}^{-1}$ (Walker et al. 1995).

Polypedilum indet.2 se encuentra como único taxón en los cm 14, 13, 12 y, tiene su óptimo a $0,573 \text{ g. L}^{-1}$ de salinidad. *Parachironomus* se encuentra desde el cm 8 hasta el estrato más superficial (ausente sólo en los cm 4 y 2), y tiene un óptimo menor ($0,312 \text{ g. L}^{-1}$) en relación con el resto de los quironómidos encontrados en este intervalo.

Por lo citado anteriormente, puede inferirse una disminución gradual de la salinidad desde el cm 14 hacia los estratos superiores. De todas maneras en el estrato más superficial se evidenciaría nuevamente un leve aumento de la salinidad, debido a la ausencia en este nivel de la subfamilia Orthoclaadiinae, presente desde el cm 11 (figura 6.4.2).

El aumento de sílice observado desde el cm 8 (capítulo 5, inciso 5.4.3), respondería también a una disminución en la salinidad, ya que como se señaló en el capítulo 5, una disminución en la concentración de sólidos disueltos lleva a un aumento en la precipitación de la sílice biogénica. Esto coincide con el cambio observado en la comunidad de quironómidos

Cambios en la precipitación, morfometría de la cubeta, y varios otros factores hidrológicos podrían impactar sobre la salinidad (Heinrichs et al., 2001). Por lo tanto, este cambio en la salinidad de la Laguna El Toro podría deberse a un ciclo natural de precipitaciones, en el cual alternan períodos lluviosos y períodos secos. A partir de la

década del '60, comenzaría un período más húmedo, el cual estaría potenciado por la construcción de las represas hidroeléctricas en el Limay (en el año 1973 se inauguró el primer embalse).

El incremento en las precipitaciones podría haber aumentado la proporción de material alóctono al lago y la disponibilidad de nutrientes, además de controlar los niveles de la laguna (Itkonen et al., 1999).

Cabe señalar que en estas pequeñas depresiones cerradas, la dominancia de la roca o el balance evaporación-precipitación son los factores más importantes que controlan la química del agua (Modenutti et al., 1998)

Por último, también se debe considerar la influencia que pudo haber tenido la presencia de ceniza volcánica (nivel 10-12 cm) en el aumento de la productividad, debido a su influencia en el ciclado de nutrientes, Si y P (Telford et al., 2004).

6.5. Síntesis de los resultados

En los ambientes estudiados, la abundancia de la familia Chironomidae disminuye ante la presencia de ceniza volcánica, aunque recupera rápidamente los valores pre-eventos. En términos generales, en los niveles más superficiales de los testigos se observa un aumento de la abundancia y la riqueza específica. Las abundancias máximas fueron medidas en los lagos El Trébol y Morenito, 766 y 150 ind.g⁻¹ de peso seco respectivamente, y los valores más bajos, considerando los máximos, fueron medidos en la laguna El Toro (106 ind.g⁻¹ de peso seco) y el lago Tonček (85 ind.g⁻¹ de peso seco).

Asimismo, en cuanto a la presencia de estratos de tefra, en algunos casos, la depositación de ceniza volcánica no parece tener un gran efecto sobre la fauna de quironómidos. Sin embargo, en otros casos en coincidencia con la tefra se observa un cambio en la composición de la comunidad de quironómidos, lo que podría deberse a varias causas: cambios litológicos, expansión de la zona litoral, redepositación de quironómidos litorales, aumento de la productividad.

Tanto la abundancia como la riqueza específica y la diversidad, son mayores en los ambientes lacustres de la zona de bosque, Morenito y El Trébol, que en el ambiente de altura y el de estepa, que podrían considerarse ambientes más extremos, con la presencia de taxa con óptimos ecológicos más estrechos. Así, estos ambientes se caracterizaron por comunidades con la presencia de un taxón dominante en la fauna de quironómidos a lo largo de los perfiles sedimentarios: *Pseudosmittia*, en el lago Tonček y *Polypedilum* indet.2 en la laguna El Toro.

Por lo tanto, las asociaciones de quironómidos caracterizan los distintos ambientes: el ambiente de altura presenta taxa estenotermos fríos (Orthoclaadiinae y

Podonominae), los ambientes de la zona de bosque, una comunidad dominada por taxa estenotermos cálidos (Chironominae y Tanypodinae), y el ambiente de estepa por una fauna de Chironomini y Orthocladiinae.

Si bien todos los ambientes han sido afectados por aportes globales o por los asentamientos humanos desde mediados del siglo pasado, el único ambiente estudiado que presenta un evento antrópico puntual es el Lago Morenito, ya que su origen es producto de la acción del hombre. Los demás ambientes lacustres estudiados no experimentaron un impacto antrópico evidente, por lo que sería casi imposible relacionar algún cambio en la composición de la fauna de quironómidos con algún acontecimiento inducido por el hombre. Aún en el caso del Lago Morenito, los eventos simultáneos, natural y antrópico, dificultan discernir si uno o ambos han ocasionado el cambio.

7. RESULTADOS III: ANÁLISIS ESTADÍSTICO

7.1. Breve introducción

El análisis multivariado es la rama de la estadística que estudia numerosas variables simultáneamente. En Ecología, este tipo de análisis surge cuando se hace necesario analizar simultáneamente las características de los individuos de una comunidad y los factores ambientales que afectan estas comunidades. La finalidad del análisis multivariado es tratar los datos como un todo, recopilándolos y revelando su estructura (Gauch, 1982).

En Estadística, hay dos modelos conceptuales básicos para analizar matrices de especies por unidades de muestreo: *clasificación* y *ordenación*. La *clasificación* es la colocación de especies y/o unidades de muestreo dentro de grupos (a menudo jerárquicos) y *ordenación* es el arreglo u orden de las especies y/o unidades de muestreo a lo largo de gradientes (Palmer, 1993).

Según Gauch (1982) “la ordenación trata de representar la relación de muestras y especies tan exactamente como sea posible en un espacio de bajas dimensiones”

Si la variación de la comunidad está dentro de un rango estrecho de gradientes ambientales, los métodos de ordenación lineal (Análisis de Componentes Principales y Análisis de Redundancia) son apropiados. Si la variación de la comunidad está dentro de un rango más amplio, los métodos de ordenación no lineal (incluyendo Análisis de Correspondencia y Análisis de Correspondencia Canónica) son los apropiados (ter Braak & Prentice, 1988).

El análisis de gradientes incluye: (i) el análisis *directo* de gradientes, donde la abundancia de cada una de las especies (o probabilidad de ocurrencia) es descripta como una función de las variables ambientales medidas; (ii) el análisis *indirecto* de

gradientes en el cual las comunidades muestreadas son presentadas a lo largo de ejes de variación en la composición que puede subsecuentemente ser interpretado en términos de gradientes ambientales¹.

El análisis directo de gradientes es una *regresión* entre la abundancia de cada especie o probabilidad de ocurrencia (variable respuesta o dependiente) y una o más variables ambientales (variable predictora o independiente). El análisis indirecto de gradientes en el cual los ejes de variación son derivados del total de los datos de la comunidad, se denomina *ordenación*. Los ejes de ordenación pueden ser considerados como ejes latentes o variables ambientales hipotéticas, contruidos de tal forma de optimizar el gráfico de los datos de especies a un modelo estadístico particular (lineal o unimodal) de cómo la abundancia de especies varía a lo largo de gradientes. Estas variables latentes son contruidas sin referencia a las mediciones ambientales, pero ellas pueden ser comparadas luego con datos ambientales actuales si están disponibles (ter Braak & Prentice, 1988).

El análisis directo de gradientes (Análisis de Redundancia y Análisis de Correspondencia Canónica) permite estudiar la parte de la variación de las comunidades que puede ser explicada por un conjunto particular de variables ambientales. En el análisis indirecto de gradientes (Análisis de Componentes Principales y Análisis de Correspondencia) la atención es primero focalizada en la variación máxima de la comunidad y la base ambiental de este modelo será establecida más tarde. Si los datos ambientales relevantes son conocidos, un enfoque directo será más efectivo que el tradicional enfoque indirecto. Sin embargo, el análisis indirecto de gradientes tiene la ventaja que no necesita una hipótesis *a priori*, asumiendo qué variables ambientales son

¹ Así como otros dos análisis no referidos en este trabajo: el opuesto al análisis directo de gradientes (calibración) y la ordenación forzada (combinando regresión, calibración y ordenación) (ter Braak & Prentice, 1988).

relevantes. No se necesita medir variables ambientales anticipadamente, y se puede usar conocimiento informal de campo para ayudar a interpretar los modelos que surgen.

En un análisis indirecto estamos esencialmente preguntando a las especies qué gradientes son los más importantes. Es posible que muchos de los gradientes más importantes sean aquellos de los que no tenemos datos externos (ej. intensidad de un disturbio pasado). Así, el análisis indirecto tendría la ventaja de la redundancia en el conjunto de datos y resaltar tales gradientes. Por lo tanto, en un análisis de gradiente indirecto, los gradientes ambientales no son estudiados directamente, pero son inferidos desde la composición de especies.

A continuación se presentan los resultados obtenidos a partir de los métodos de ordenación aplicados y se describen los criterios para su elección (ver capítulo 4, inciso 4.4).

7.2. Análisis de Correspondencia entre los ambientes lacustres estudiados y la distribución de la fauna de quironómidos.

El análisis exploratorio de los datos mediante un Análisis de Correspondencia (Detrended Correspondence Analysis-DCA), mostró que la longitud del gradiente del eje 1 es > 3 desviaciones estándares (SD), sugiriendo el uso de un análisis de ordenación unimodal (ter Braak & Prentice, 1988).

De acuerdo a lo expuesto, se llevó a cabo un Análisis de Correspondencia (Correspondence Análisis-CA), para evaluar la relación entre la distribución de las comunidades de quironómidos y los cuatro ambientes lacustres estudiados, asociados a las variables ambientales disponibles. Se consideró la composición obtenida en el estrato superior de cada ambiente (ver tablas 9, 10, 11 y 12, Apéndice II), y las variables

ambientales: altitud, pH, salinidad, conductividad, oxígeno, temperatura (datos bibliográficos, reseñados en el capítulo 3 y datos medidos, tabla 1 capítulo 4) y materia orgánica y sílice biogénica del estrato más superficial (ver tablas 1, 2, 3 y 4, Apéndice II).

La figura 7 muestra los resultados obtenidos a partir de la representación gráfica del CA. En la tabla 7, se observa que los dos primeros ejes explican 87,7 % de la variación en la distribución de los taxa. CA muestra una clara separación de los ambientes lacustres en cuanto a la distribución de los taxa.

Tabla 7. Resultados del Análisis de Correspondencia de los cuatro ambientes lacustres (copia fiel de la salida del programa).

Axes		1	2	3	4	Total inercia
Eigenvalues	:	0.910	0.809	0.241	0.000	1.961
Cumulative percentage variance						
of species data	:	46.4	87.7	100.0	0.0	
of species-environment relation	:	46.4	87.7	100.0	0.0	
Sum of all eigenvalues						1.961

El ambiente de altura (Tonček), se ubica en el área de mayores valores del eje 1, mientras que los otros ambientes se observan asociados negativamente a valores del mismo eje. Asimismo, el ambiente de estepa (El Toro) se dispone en el área de altos valores del eje 2, y los ambientes de la zona de bosque mixto (Morenito y El Trébol) en el extremo opuesto.

Con respecto a la distribución de los taxa, con valores altos respecto al eje 1 se observa que se agrupan taxa típicos de ambientes fríos y bien oxigenados como ? *Pseudosmittia* y Podonominae (*grupo I*), junto al ambiente de altura. En el extremo opuesto del eje 1, se separan el *grupo II*, con altos valores respecto al eje 2, taxa asociados a ambientes salobres, como *Polypedilum* indet.1 cercanos al ambiente de

estepa. En el extremo opuesto, próximos a los ambientes de bosque mixto, se agrupan taxa asociados a ambientes templados (*grupo III*).

Al incorporar las variables ambientales como datos suplementarios al CA, se evidencia en el diagrama de ordenación (figura 7) que la variable que explica la varianza en el eje 1 es la altitud. Con respecto al eje 2, el pH y la conductividad aumentan en un sentido, mientras que materia orgánica, temperatura y sílice biogénica aumentan en el sentido opuesto.

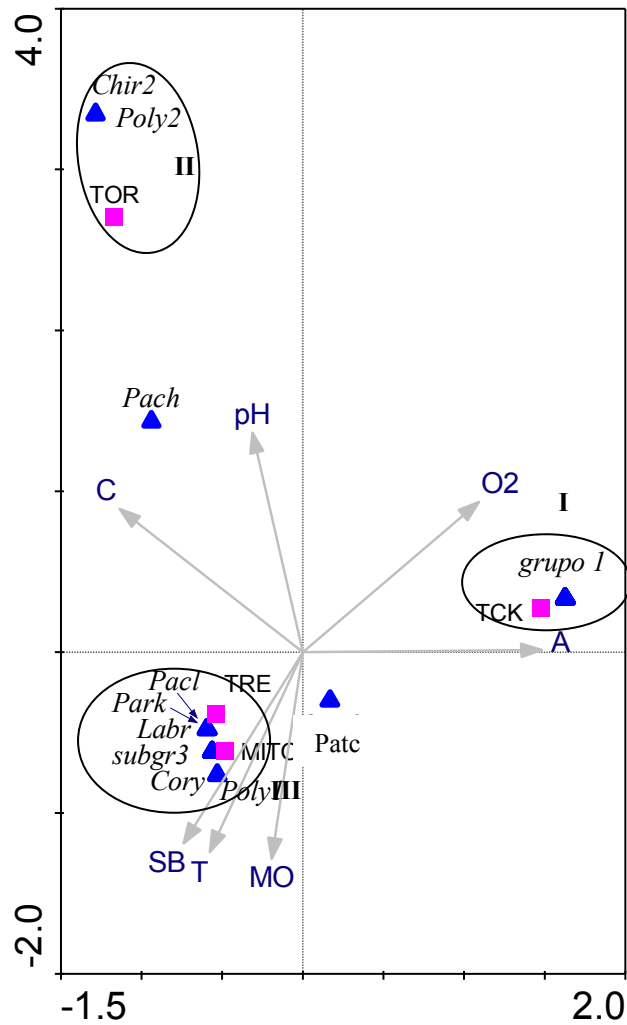


Figura 7. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencia de los taxa de quironómidos de los cuatro ambientes lacustres estudiados. *Grupo I*: Podo, Pdsm., Paps, Orth1, Orth2, Mcr1, Chri1, Micro; *grupo 2*: Chro2 y Poly2 y grupo 3: Pacl, Pakf, Labr, Cory, Poly1 y sugrupo 3: Tany, Chro1, Dier, Riet,

Djal, Abia. Ambientes: TCK Tonček, TOR Toro, MITO Morenito, TRE Trébol. Variables ambientales suplementarias: SB sílice biogénica, MO materia orgánica, A altitud, C conductividad, pH, T temperatura y O₂ oxígeno disuelto.

Comentario

El gráfico del CA (figura 7) muestra una clara separación de los ambientes lacustres estudiados en relación a la composición de la fauna de quironómidos. Al considerar el análisis de ordenación, se observa que la separación de los ambientes originada por los quironómidos coincide con la obtenida a través de las variables ambientales (tabla y figura 7).

Es importante destacar que además se realizó un método directo de ordenación, un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), y se obtuvieron los mismos resultados, lo cual significa que las variables ambientales consideradas definitivamente están determinando los agrupamientos observados.

7.3. Análisis de Componentes Principales de cada uno de los ambientes estudiados

El análisis exploratorio de los datos mediante un DCA mostró, en los cuatro ambientes estudiados, que las longitudes del gradiente del eje 1 se encuentran entre 1,5 y 3 SD, sugiriendo el uso de un análisis de ordenación lineal en los cuatro casos (ter Braak & Prentice, 1988) (ver capítulo 4, inciso 4.4).

Se llevó a cabo un método indirecto de análisis, Análisis de Componentes Principales (Principal Component Analysis–PCA) para cada uno de los ambientes lacustres estudiados, para observar las relaciones entre los distintos estratos de los testigos, en función de los taxa presentes y sus abundancias (tablas 9, 10, 11, 12, apéndice II). Una vez que se evidenciaron los agrupamientos se superpusieron las variables medidas, materia orgánica y sílice biogénica, en cada estrato (tablas 1, 2, 3, 4,

apéndice II), lo que permitió observar si dichas variables estaban asociadas o no a dichos agrupamientos.

7.3.1. Resultados del PCA del lago Tonček

En el PCA los dos primeros ejes explican el 56,5 % del total de la variación en la distribución de taxa (Tabla 7.1).

En la figura 7.1 se observa que los estratos se separan en 3 grupos. El *grupo 1* está conformado por los estratos más antiguos o inferiores del testigo sedimentario (depositados antes del ~1800 AD). El *grupo 2* está integrado por los estratos depositados entre ~1800-1850 AD. El *grupo 3* presenta los niveles o estratos superiores depositados desde ~1850 AD hasta aproximadamente 10 años atrás, como lo indica el aislamiento del estrato más reciente.

Tabla 7.1. Resultados del Análisis de Componentes Principales del lago Tonček

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues :	0.383	0.182	0.13	0.103	1.000
Species-environment correlations :	0.492	0.138	0.427	0.113	
Cumulative percentage variance					
of species data :	38.3	56.5	69.8	80.0	
of species-environment relation :	58.5	60.7	75.9	76.8	
Sum of all eigenvalues					1.000
Sum of all canonical eigenvalues					0.158

Con respecto a los taxa, se observa que *Chironomini* indet.1 se encuentra relacionado al *grupo 1*, *?Pseudosmittia* y Podonominae al *grupo 2*, Macropelopiini indet.1 al *grupo 3* y al estrato más reciente, los taxa *?Microtendipes*, *?Parapsectrocladius* y Orthoclaadiinae indet.2. Los taxa comunes en la mayoría de los estratos se ubican en el centro del ordenamiento

Las variables medidas en cada estrato (materia orgánica y sílice biogénica) fueron incluidas sólo como datos ambientales suplementarios. De este modo, en el

diagrama de ordenación se observa un gradiente de productividad asociado al eje 1, que explica un 58,5 % (38,3% del total) de la varianza explicable (tabla 7.1). En los valores negativos de dicho eje se encuentran las muestras más antiguas (*grupos 1 y 2*), caracterizadas por valores mínimos de materia orgánica y sílice biogénica. En el extremo opuesto se ubica la composición más reciente de la comunidad de quironómidos (muestra 1). Por último, el *grupo 3* presenta una posición intermedia en dicho gradiente.

Comentario

Los agrupamientos obtenidos en el PCA no muestran una estrecha relación con las variables de productividad utilizadas, MO y SB. Si bien el *grupo 3* se ubica en

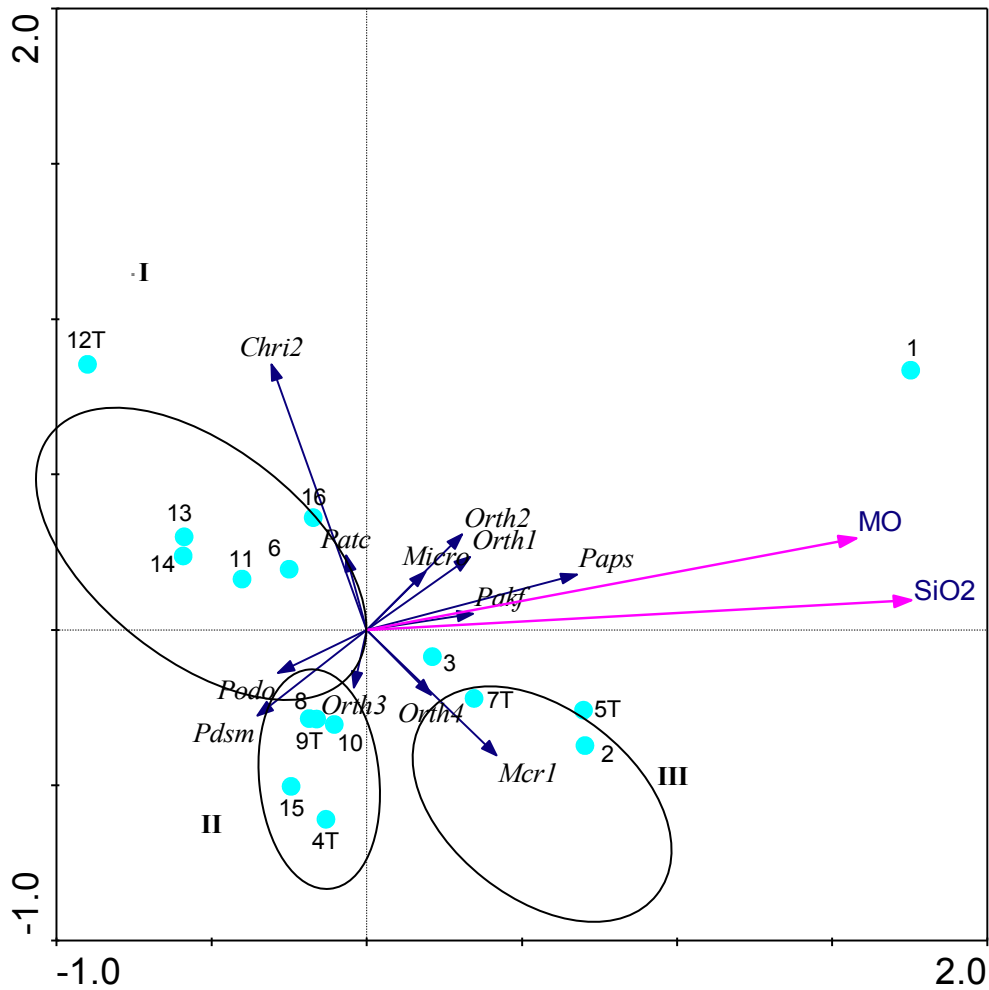


Figura 7.1. Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales del Lago Tonček. Ver referencias de taxa y estratos en la tabla 5, Apéndice II. MO: materia orgánica y SB: sílice biogénica. valores positivos del eje 1, sólo el estrato más reciente tendría una relación positiva con este gradiente definido por el eje 1.

Al discriminarse diferentes grupos de estratos sedimentarios según la fauna de quirónomidos, es evidente que existe un cambio en el tiempo en la composición y abundancia de quironómidos en el lago Tonček, si bien sólo pueda explicarse por las variables medidas, el aislamiento del estrato más reciente y en parte el origen del grupo 3.

7.3.2. Resultados del PCA del lago Morenito.

El primer eje del PCA, originado a partir de los cambios en la asociación de quironómidos, explica un 36,7%, mientras que el segundo eje explica el 17,5 % de la varianza total (tabla 7.2).

Si bien la separación de las muestras más antiguas en grupos es poco clara, todas se encuentran en los valores negativos del eje 1, mientras las muestras más recientes (*grupo 1*) se separan netamente del resto en dirección opuesta (figura 7.2).

Tabla 7.2. Resultados del Análisis de Componentes Principales del Lago Morenito

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues :	0.367	0.176	0.105	0.077	1.000
Species-environment correlations :	0.677	0.262	0.274	0.186	
Cumulative percentage variance					
of species data :	36.7	54.2	64.7	72.4	
of species-environment relation:	84.5	90.5	94.5	95.8	
Sum of all eigenvalues					1.000
Sum of all canonical eigenvalues					0.199

Con respecto a la posición de los taxa, *Tanytarsini*, *Chironomus* indet.1 y *Polypedilum* indet.1 se encuentran junto a las muestras más recientes, y *Djalmabatista* se encuentra en el extremo opuesto. *Riethia* y *Dicrotendipes* se encuentran en los extremos opuestos del eje 2. Los taxa restantes se ubican en el centro del diagrama, evidenciando que se encuentran presentes en la mayoría de las muestras.

Al considerar las variables medidas, se puede observar que la materia orgánica y la sílice biogénica aumentan con respecto al eje 1, originando un gradiente de productividad que explica un 84,5% (36,7% del total) de la varianza explicable (tabla 7.2).

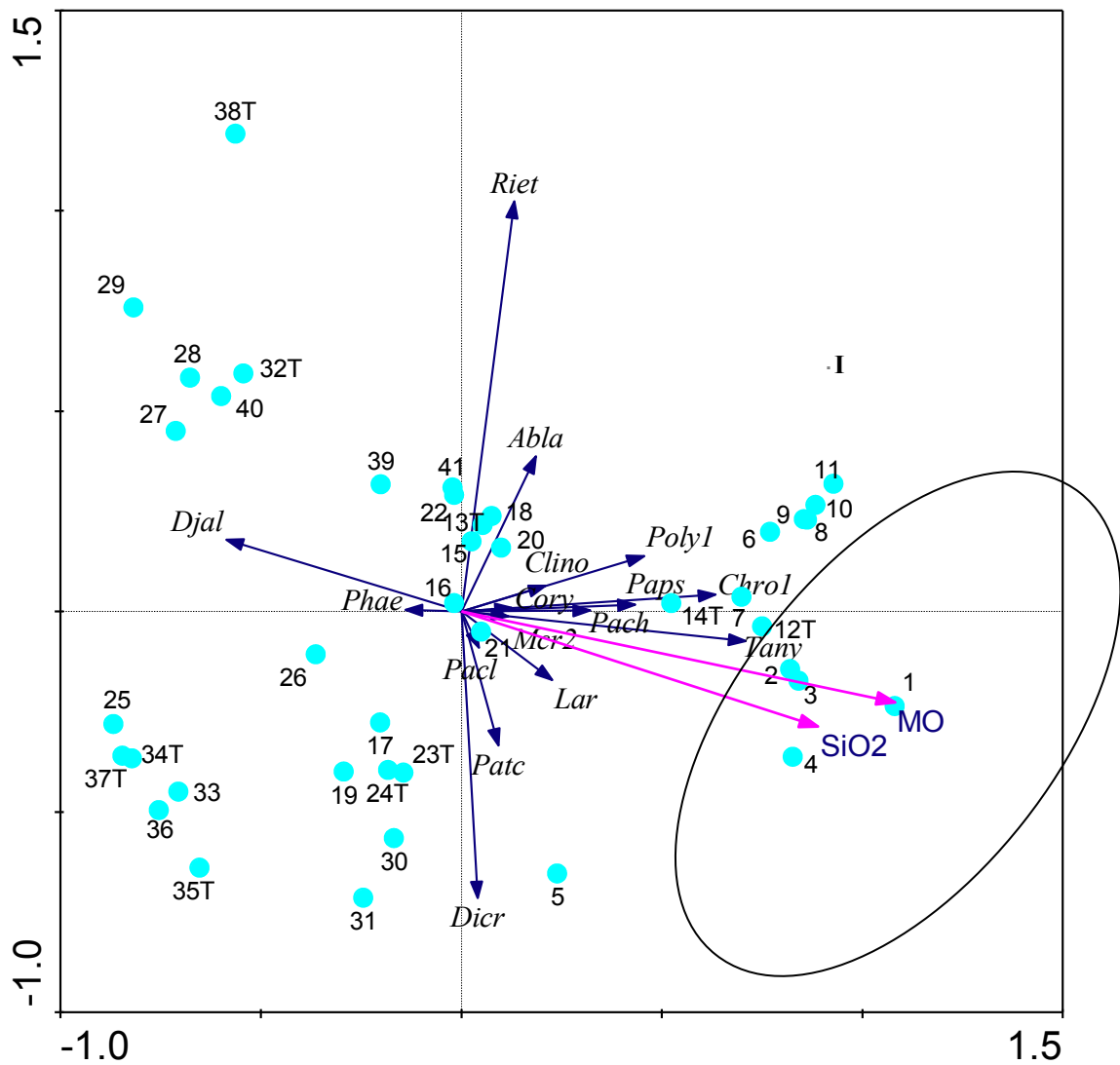


Figura 7.2. Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales del lago Morenito. Ver referencias de taxa y estratos en la tabla 6, Apéndice II. MO: materia orgánica y SB: sílice biogénica.

Comentario

Aunque se observan agrupamientos en valores negativos del eje 1 (figura 7.2), es evidente la conformación del *grupo 1* en valores positivos del mismo eje, integrado por los estratos desde comienzos del siglo pasado (~1910 AD) hasta el presente. En la misma orientación se ubican la materia orgánica y la sílice biogénica.

Por lo tanto, se estaría corroborando la mayor productividad de este ambiente lacustre desde comienzos del siglo pasado.

7.3.3. Resultados del PCA del lago El Trébol.

La figura 7.3 muestra el diagrama de ordenamiento obtenido mediante el PCA. Los dos primeros ejes explican el 57,7 % de la varianza total (tabla 7.3).

Si bien la separación de las muestras es poco clara, se pueden distinguir dos grandes grupos: el *grupo 1* integrado por estratos ubicados en los mayores valores del eje 1; y el grupo 2, ubicado en el extremo opuesto. Estos dos agrupamientos están conformados por estratos mezclados, por lo que no siguen una clara secuencia temporal.

Tabla 7.3. Resultados del Análisis de Componentes Principales del Lago El Trébol.

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues :	0.441	0.136	0.111	0.075	1.000
Species-environment correlations :	0.803	0.457	0.300	0.344	
Cumulative percentage variance					
of species data :	44.1	57.7	68.8	76.3	
of species-environment relation :	82.6	90.8	93.7	96.3	
Sum of all eigenvalues					1.000
Sum of all canonical eigenvalues					0.344

Con respecto a los taxa, por un lado con valores altos respecto al eje 2, se ubica *Labrundinia*, mientras que hacia valores bajos del mismo eje se encuentran *Ablabesmyia* y *Djalmabatista*. Próximos a los estratos más recientes se observa *Tanytarsini* y *Parachironomus* y en el extremo opuesto próximo a los estratos más profundos del perfil sedimentario se encuentran *Chironomus indet.1* y ? *Paracladopelma*.

Al superponer las variables medidas, en el diagrama de ordenación se observa que la sílice biogénica aumenta hacia valores positivos del eje 1, donde se agrupan los estratos más profundos; mientras que la materia orgánica se ubica en valores negativos del eje 2, próxima a *Djalmabatista*, *Ablabesmyia* y ?*Paratrachocladus*.

dominadas por *Chironomus* indet.1 de las dominadas por Tanytarsini, respectivamente (ver capítulo 6, inciso 6.4.3.1). Estos resultados podrían estar indicando fluctuaciones en el nivel del agua de este ambiente. Como se señaló en el capítulo anterior, en este lago los Tanytarsini serían más abundantes en la zona litoral y sublitoral que en la zona profunda, por lo que la actual composición dominada por este grupo se debería a una expansión de la zona litoral.

7.3.4. Resultados del PCA de la laguna El Toro

En el PCA (figura 7.4), el eje 1 explica el 42,8 %, y el eje 22% de la varianza total (tabla 7.4). En valores negativos del eje 1 se encuentran las muestras correspondientes a los estratos depositados entre ~1950-1960 AD, conformando el *grupo 1*. En el extremo opuesto se ubicaron las muestras pertenecientes a los estratos más superficiales, aunque el estrato más reciente se observa algo aislado del resto. Con respecto a los taxa, *Polypedilum* indet.2, se encuentra junto a los estratos inferiores, mientras el resto de los taxa se encuentran en el extremo opuesto del diagrama, próximos a los estratos recientes.

Al ingresar las variables medidas, se observa un gradiente de salinidad en el eje 1, dado por un aumento en el Ca (ver tabla 4, Apéndice II) hacia los valores negativos de este eje, y un aumento de sílice en sentido contrario, que se corresponde con una disminución de la salinidad.

Asociados a un aumento de sílice biogénica, se encuentran los taxa *Parachironomus*, *Polypedilum* indet. 3 y *Chironomus* indet.2.

La materia orgánica se dispone hacia valores positivos en el eje 2, y no pareciera estar tan influenciada por el gradiente de salinidad.

Tabla 7.4. Resultados del Análisis de Componentes Principales de Laguna El Toro.

Axes	1	2	3	4	Total variance

Eigenvalues	:	0.428	0.220	0.151	0.102	1.000
Species-environment correlations	:	0.526	0.554	0.234	0.279	
Cumulative percentage variance						
of species data	:	42.8	64.8	79.9	90.1	
of species-environment relation:		48.1	75.5	78.9	82.1	
Sum of all eigenvalues						1.000
Sum of all canonical eigenvalues						0.246

Comentario

Debido a la alta conductividad de este ambiente comparado con los tres restantes, se agregó el Ca (datos aportados por el LAAN², ver tabla 4 Apéndice II) en este diagrama, para evidenciar la existencia de cambios de salinidad en los últimos años en la laguna El Toro.

El aumento de sílice biogénica en sentido opuesto al de Ca, corrobora que un aumento en la salinidad solubiliza la sílice y no permite que precipite (ver capítulo 5, inciso 5.4.3).

La materia orgánica se encuentra aislada de las otras dos variables, por lo que no estaría afectada por la salinidad, como lo indican sus porcentajes a lo largo del perfil sedimentario (ver tabla 4, Apéndice II)

² Laboratorio de Análisis por Activación Neutrónica

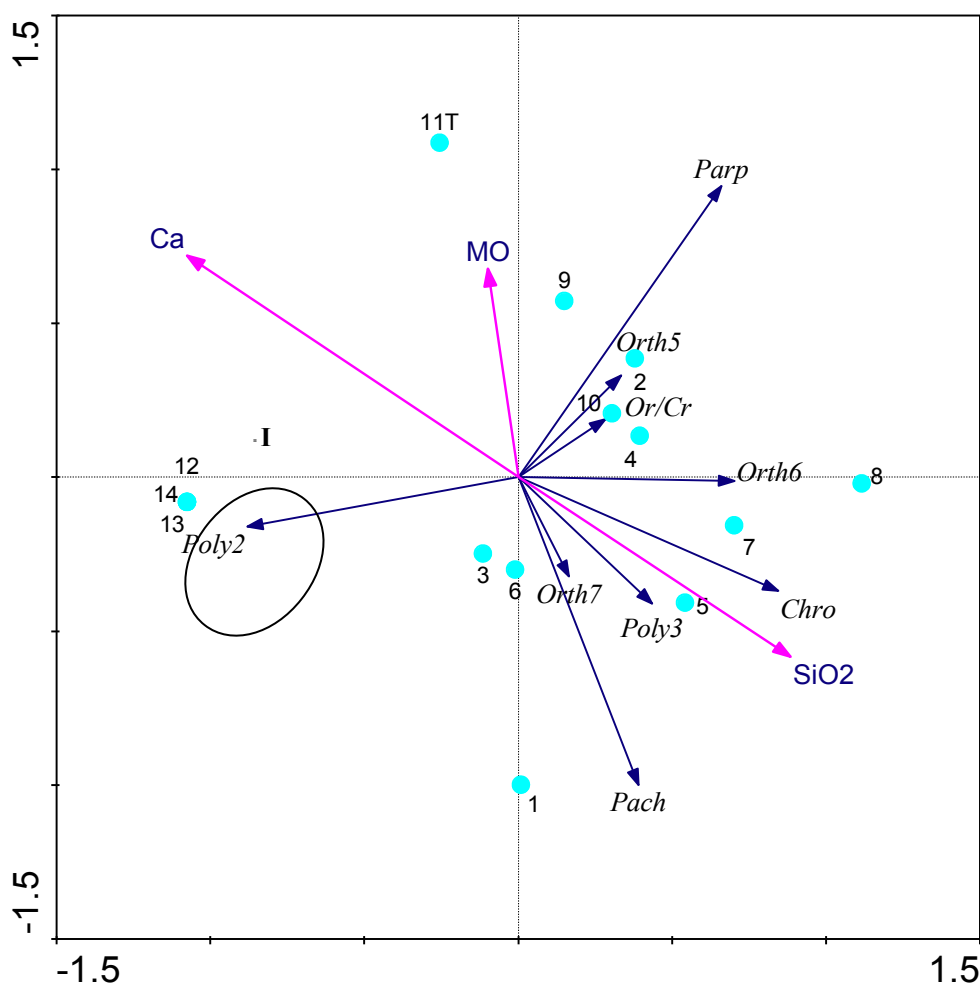


Figura 7.4. Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales de la Laguna El Toro. Ver referencias de taxa y estratos en la tabla 8, Apéndice II. MO: materia orgánica, SB: sílice biogénica y Ca: calcio.

Con respecto a los taxa, si bien *Polypedilum* indet.2 se encuentra junto a los estratos más profundos, cabe señalar que estuvo presente en todos los estratos, pero en los más profundos su abundancia relativa fue del 100% (ver tabla 12, Apéndice II).

Por lo tanto, el PCA reafirmaría la evidencia de una disminución en la salinidad en las últimas décadas del siglo pasado. Esto podría deberse a un ciclo natural de precipitaciones que comienza a partir de la década del '60, en el cual alternarían períodos lluviosos y períodos secos. Un período más húmedo resultaría en una dilución de sólidos disueltos, disminución en la concentración de Ca, y por consiguiente un aumento en la precipitación de sílice biogénica.

7.4. Síntesis de los resultados

El CA, relacionando la composición de las comunidades recientes de quironómidos de los cuatro cuerpos de agua estudiados, demuestra claramente el potencial de los insectos Chironomidae como bioindicadores para la caracterización de ambientes lacustres disímiles, como los estudiados en este trabajo.

Con respecto a los PCA realizados en los distintos ambientes lacustres, si bien en su mayoría los agrupamientos no están claramente definidos, la distribución observada en los diagramas permite señalar la existencia de cambios en las comunidades de quironómidos en ese período de tiempo.

En cuanto a las variables relacionadas a la productividad, consideradas en el análisis estadístico (materia orgánica y sílice biogénica), en los PCA no se observa una clara relación entre éstas y la distribución de los estratos en relación a la composición y abundancia de quironómidos. Sólo en el caso del lago Morenito, un aumento de estas variables explicaría el agrupamiento de los estratos de principios del siglo pasado a la actualidad. Por lo tanto, debido a que estas variables no están explicando la distribución de los quironómidos, seguramente existen otras variables como la temperatura, imposible de medir en un testigo sedimentario, que tiene una influencia muy importante en la distribución de los taxa.

Por su parte, en el caso de la laguna El Toro, la inclusión en el análisis del Ca permitió evidenciar que un aumento en la sílice biogénica estaría relacionado con una disminución en la salinidad, explicando en parte los agrupamientos originados en el diagrama.

CONCLUSIONES GENERALES

❖ La abundancia, riqueza y diversidad de la fauna subfósil de quironómidos presentan mayores valores en los ambientes lacustres ubicados en la zona de bosque mixto, lagos El Trébol y Morenito. Tanto en el ambiente de estepa como en el de altura, ambos con condiciones ambientales más extremas, se encontró sólo un taxón dominante en las asociaciones de quironómidos en la secuencia sedimentaria: *Pseudosmittia*, en el lago Tonček y *Polypedilum* indet.2 en la laguna El Toro.

❖ El análisis estadístico comparativo entre las comunidades de quironómidos de los lagos, permitió caracterizar los ambientes lacustres ubicados a lo largo del gradiente climático-ambiental. De esta manera, el ambiente de altura presentó taxa estenotérmicos fríos (Orthoclaadiinae y Podonominae), los ambientes de la zona de bosque mixto una comunidad dominada por taxa estenotérmicos templados (Chironominae y Tanypodinae) y el ambiente de estepa se caracterizó por la presencia de taxa asociados a ambientes salobres (Chironomini y Orthoclaadiinae).

❖ Los Análisis de Componentes Principales realizados, que relacionan la composición y abundancia de la fauna de quironómidos de los distintos estratos de la secuencia sedimentaria de cada uno de los ambientes estudiados, señalan la existencia de cambios en las comunidades de quironómidos en los últimos 200 años. Algunos cambios coinciden con episodios volcánicos y otros podrían asociarse a otros eventos naturales, como cambios de salinidad y fluctuaciones en el nivel del agua.

❖ En cuanto a cambios en la fauna de quironómidos que podrían asociarse a eventos de origen antrópico, sólo el lago Morenito presenta evidencias de los mismos desde principios del siglo pasado.

❖ La fauna de quironómidos en el lago Tonček no presenta mayores cambios a lo largo de la secuencia sedimentaria, salvo las puntuales disminuciones de la abundancia coincidentes con la presencia de estratos de ceniza volcánica. Sólo en las últimas décadas se observa un leve cambio en la comunidad, dado por un ligero aumento en la diversidad, y un incremento en la abundancia de los tanipodinos en detrimento de los podonominos. Este cambio, podría asociarse a un aumento de la zona de inundación durante el verano, por aporte de agua de deshielo, incrementando así el número de hábitats disponibles, o bien a un aumento promedio de la temperatura debido al aumento de los tanypodinos que caracterizan ambientes templado-cálidos y la disminución de los podonominos, taxa estenotermos fríos.

❖ La comunidad de quironómidos en el lago Morenito presenta un cambio en el perfil sedimentario desde principios del siglo pasado, aumento en la abundancia y aparición del género *Chironomus*, coincidente con un aumento tanto de la materia orgánica como de la sílice biogénica. Este incremento en la disponibilidad de nutrientes en el Lago Morenito puede haber respondido al aumento de la actividad humana a partir de principios del siglo pasado, el que se acentúa desde 1960, momento en que se producen dos eventos simultáneos, el cierre del Lago Morenito y la erupción del Cordon Caulle-Puyehue. Aunque no se puede discernir cuál de los dos eventos acentúa el cambio ocurrido en el lago, puede considerarse que la mayor productividad esta directamente relacionada con aislamiento del lago y el parcial cierre del sistema hidrológico.

❖ La fauna de quironómidos en la secuencia sedimentaria del lago el Trébol presenta cambios sucesivos, alternando una comunidad dominada por *Chironomus* con otra dominada por Tanytarsini. El primer cambio en la asociación de quironómidos coincide con un estrato de ceniza volcánica, por lo que dicho cambio podría asociarse a

hechos relacionados con este evento como variaciones litológicas, expansión de la zona litoral y redepositación de quironómidos litorales. En el segundo, el reemplazo de una asociación de quironómidos principalmente profunda a una litoral podría reflejar un cambio en el origen de la materia orgánica, desde autóctona a más alóctona, en los últimos 150 años AP aproximadamente. Asimismo, estos cambios podrían asociarse a fluctuaciones en el nivel del agua, dado los cambios en la abundancia de *Chironomus* y que la actual composición dominada por Tanytarsini se vería favorecida por una expansión de la zona litoral.

❖ La aparición de la familia Chironomidae en la década del '60 en el perfil sedimentario de la laguna El Toro, podría asociarse a una disminución de la salinidad ya que coincide con una disminución en los valores de Ca y un progresivo aumento de la sílice biogénica. Esta disminución en la salinidad podría deberse al comienzo de un período más húmedo, en un ciclo natural de precipitaciones, el cual estaría potenciado por la construcción de las represas hidroeléctricas en el Limay (en el año 1973 se inauguró el primer embalse). También se debe considerar la influencia de la ceniza volcánica durante este período, especialmente en el aumento de la productividad por su influencia en el ciclado de nutrientes.

❖ La materia orgánica y la sílice biogénica fueron buenos indicadores del nivel de productividad de los lagos estudiados, presentando mayores valores en los ambientes de bosque mixto que en el ambiente de la zona de estepa y en el de altura. Las variaciones temporales observadas de materia orgánica y sílice biogénica en las secuencias sedimentarias se relacionan, en general, con disminuciones puntuales coincidentes con los estratos de cenizas volcánicas.

Los resultados de este trabajo, evidencian la utilidad de la familia Chironomidae como indicador biológico en ambientes de la región andino-patagónica, siendo una herramienta válida en estudios paleambientales.

Perspectivas futuras

Si bien en nuestro país existen estudios paleolimnológicos la mayoría de estos son aislados, generalmente puntos de vista parciales, lo que dificulta aproximarse a una reconstrucción veraz de los cambios acontecidos en los ambientes lacustres estudiados. Se hace necesario, entonces, la inclusión de enfoques multidisciplinarios en esta área científica. La comparación de varios indicadores paleoambientales de origen biológico y geológico, sin duda lograría una mayor solidez en las inferencias y una menor incertidumbre en las conclusiones finales.

Por otro lado, y debido al potencial de los quironómidos como bioindicadores, surge la necesidad de continuar y aún acrecentar los esfuerzos en trabajos taxonómicos y ecológicos en la región Patagónica. A partir de este conocimiento de base, se llegaría a conocer los óptimos de las distintas especies. Esta nueva información es fundamental a la hora de hacer inferencias de los cambios ambientales ocurridos en el pasado.

Por último, debido a la discontinuidad de la mayoría de los estudios limnológicos, y por el enfoque histórico que contemplan los trabajos paleolimnológicos, estos últimos deberían ser frecuentemente utilizados como herramientas en estudios de manejo ambiental, dado que como se evidencia en este trabajo, tanto los eventos naturales como antrópicos ocurridos en el pasado, se ven reflejados en el estado actual de los ecosistemas lacustres.

REFERENCIAS

- Anales del Museo de la Patagonia, Perito F. Moreno. 1945. Parque Nacional Nahuel Huapi. Tomo I. Administración General de Parques Nacionales y Turismo. Ministerio de Obras Públicas de la Nación.
- Añon Suárez, D., 1991. Distribución del bentos del Lago Escondido (Río Negro, Argentina) con especial énfasis de los quironómidos (Diptera, Chironomidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **26**: 149-157.
- Añon Suárez, D., 1997. Estructura y dinámica de la taxocenosis Chironomidae (Diptera, Nematocera) de un lago andino. Tesis doctoral. Fac.Cs.Nat y Museo. UNLP.
- Añon Suárez, D., 2002. Life history and secondary production of *Ablabesmyia reissi* (Diptera: Chironomidae) from Lake Escondido, Bariloche, Argentina. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**: 414-429.
- Ariztegui, D. M.M. Bianchi, J. Massaferró, E. Lafargue & F. Niessen, 1997. Interhemispheric synchrony of Late-glacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina. *Journal of Quaternary Science*, **12**: 333-338.
- Armitage, P. D., P. S. Cranston & L. C. V. Pinder (eds.), 1995. The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-Biting Midges. Chapman & Hall, London.
- Ashe, P., D.A. Murray & F. Reiss., 1987. The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). *Annales de Limnologie*, **23**: 27-60.
- Auer, V., 1956. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part I: The ice and interglacial ages. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Ser. A, **45**: 1-226.
- Auer, V., 1958. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II: The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Ser. A, **50**: 1-239.

- Auer, V., 1965. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part IV: Bog profiles. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Ser. A, **80**: 1-160.
- Auer, V., 1970. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part V: Quaternary Problems of Southern South America. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Ser. A, **100**: 1-160.
- Auer, V., 1974. The isorhythmicity subsequent to the Fuego-Patagonian and Fennoscandian Regression of the Lastest Glaciation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Ser. A, **115**: 1-88.
- Balseiro, E.G., B.E. Modenutti & C.P. Queimaliños, 1997. Nutrient recycling and shifts in N:P ratio by different zooplankton structures in a South Andes lake. *Journal of Plankton Research*, **19**: 805-817.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1999. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. 3º edición, Ediciones Omega.
- Berg, M.B., 1995. Larval food and feeding behaviour. In: P.D. Armitage, P.S. Cranston & L.C.V. Pinder (eds.). *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London, pp. 136-168.
- Bianchi, M.M., J. Massaferrro, G. Román Ross, R. del Valle, A. Tatur & A.J. Amos, 1997. The Pleistocene-Holocene boundary from cores of Lago El Trébol, Patagonia, Argentina: paleolimnological evidences. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **26**: 805-808.
- Bianchi, M.M., J. Massaferrro, G. Román Ross, A.J. Amos & A. Lami, 1999. Late Pleistocene and early Holocene ecological response of Lake El Trébol (Patagonia, Argentina) to environmental changes. *Journal of Paleolimnology*, **22**: 137-148.

- Binford, M.W., E.S. Deevey & T.L. Crisman, 1983. Paleolimnology: an historical perspective on lacustrine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**: 255-286.
- Birks, H.J.B., 1998. Numerical tools in paleolimnology – Progress, potentialities, and problems. *Journal of Paleolimnology*, **20**: 307-332.
- Birks, H.J.B., J.M. Line, S. Juggins, A.C. Stevenson & C.J.F. ter Braak, 1990. Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **327**: 263-278.
- Boygles, J., 1999. Variability of tephra in lake and catchment sediments, Svínavatn, Iceland. *Global and Planetary Change*, **21**: 129-149.
- Brodersen, K.P. & C. Lindegaard, 1997. Significance of subfossil chironomid remains in classification of shallow lakes. *Hydrobiologia*, **342**: 125-132.
- Brodersen, K.P. & C. Lindegaard, 1999. Classification, assessment and trophic reconstruction of Danish lakes using chironomids, *Freshwater Biology*, **42**: 29-44.
- Brodersen, K.P. & N.J. Andersen, 2000. Subfossil insect remains (Chironomidae) and lake-water temperature inference in the Sisimiut-Kangerlussuag region, southern West Greenland. *Geology of Greenland Survey Bulletin*, **186**: 78-82.
- Brodin, Y.W., 1982. Palaeoecological studies of recent development of the Lake Väckjösjön: IV. Interpretation of the eutrophication process through the analysis of subfossil chironomids. *Archiv fuer Hydrobiologie*, **93**: 313-326.
- Brooks, S.J., 2000. Late-glacial fossil midge stratigraphies (Insecta: Diptera: Chironomidae) from the Swiss Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **159**: 261-279.

- Brooks, S.J. & H.J.B. Birks, 2000. Chironomid-inferred late-glacial and early-Holocene mean July air temperatures for Kråkenes Lake, western Norway. *Journal of Paleolimnology*, **23**: 77-89.
- Brooks, S.J., H. Benion & H.I.B. Birks, 2001. Tracing lake trophic history with a chironomid-total phosphorus inference model. *Freshwater Biology*, **46**: 513-533.
- Brooks, S.J., 2003. Chironomid analysis to interpret and quantify Holocene climate change. In: Mackay A.W., R.W. Battarbee, H.J.B. Birks & F. Oldfield (eds), *Global Change in the Holocene*. Arnold, London, pp. 328–341.
- Brundin, L. 1958. The bottom faunistical lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13: 288-297.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiidae. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 11: 1-472.
- Buria L.M, 2001. *Distribución intralacustre y uso de hábitat de Percichthys trucha (Pisces, Percichthyidae) determinados mediante transmisores ultrasónicos*. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. Tesis de Licenciatura.
- Cabrera A.L. & A. Willink, 1980. Biogeografía de América Latina. 2º ed. Serie de Biología, Monografía OEA N° **13**: 122.
- Carter, C.E., 1977. The recent history of the chironomid fauna of Lough Neagh, from the analysis of remains in sediment cores. *Freshwater Biology*, **7**: 415-423.

- Charles, D.F., J.P. Smol & D.R. Engstrom, 1994. Paleolimnological approaches to biological monitoring. In: Loeb, S. & A. Spacie (eds.). *Biological monitoring of aquatic systems*. Lewis Press, Ann Arbor. pp. 233-293.
- Clerk, S., R. Hall, R. Quinlan & J.P. Smol, 2000. Quantitative inferences of past hypolimnetic anoxia and nutrients levels from a Canadian Precambrian Shield lake. *Journal of Paleolimnology*, **23**: 319-336.
- Coffman, W.B. & L.C. Ferrington, 1996. Chironomidae. In: Merrit, W. & K. W. Cummings (eds.) *An introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Dubuque, Iowa. 2nd ed., pp. 551-643.
- Conti, H.A., 1998. Características climáticas de la Patagonia. In: Correa, M.N. (ed.). *Flora Patagónica*. Colección Científica INTA. Buenos Aires, Tomo VIII, Parte I, pp.31-47.
- Corley, J. and Massaferro, J. 1998 Long term turnover of a fossil community of Chironomids (Diptera) from Lake Masecardi (Patagonia, Argentina). *Journal of Entomological Society of America*, **71**: 403-409
- Cranston, P.S., 1995. Introduction. In: P.D. Armitage, P.S. Cranston & L.C.V. Pinder (eds.). *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London. pp. 1-7.
- Cranston, P.S., 1996. Identification guide to the Chironomidae of new South Wales. Australian Water technology. CSIRO, Australia.
- Cranston, P.S., D.R. Oliver & O.A. Saether, 1983. The larvae of the Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region - Keys and diagnoses. In: Wiederholm, T. (ed.), *Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses*. Part I, Larvae. *Entomologica Scandinavica Supplement 19*, pp. 149-291.

- Cusminsky, G.C., 1994. Ostrácodos lacustres cuaternarios en la transecta Tronador-Laguna Cari-Laufquen, Patagonia Norte, argentina. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Trelew (Actas), pp. 99-105.
- Cusminsky, G.C. & R.C. Whatley, 1995. Quaternary ostracods from Cari-Lauquen lake, Río Negro Province, Argentina. *XXVI SIL International Congress*, Sao Paulo (Abstr.), 302.
- Cusminsky, G.C & R.C. Whatley, 1996. Quaternary non-marine ostracods from lake beds in Northern Patagonia. *Revista Española de Paleontología*, **11**: 143-154.
- Cwynar, L.C. & A.J. Levesque, 1995. Chironomid evidence for late-glacial climatic reversals in Maine. *Quaternary Research*, **43**: 405-413.
- Daga, R., S. Ribeiro Guevara, M.L. Sánchez & M. Arribére. 2006. Geochemical characterization of volcanic ashes from recent events in Northern Patagonia Andean Range by INAA. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **270**: 677-694.
- Dean, W.E. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. *Journal of Sedimentary Petrology*, **44**: 242-248.
- del Valle, H., 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* **8**: 125-144.
- Denton, G.H., C.J. Heusser, T.V. Lowell, P.I. Moreno, B.G. Andersen, L.G. Heusser, C. Schlüchter & D.R. Marchant, 1999. Interhemispheric linkage of paleoclimate during the last glaciation. *Geografiska Annaler*, **81**: 107-153.
- DeMaster, D.J., 1981. The supply and accumulation of silica in the marine environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**: 1715-1732.

- Dimitri, M.J., 1972. Ecología de la región andino-patagónica. En: Dimitri, M.J. (ed.) *La región de los bosques andino-patagónicos, sinopsis general*, pp. 111-124. Publ. Cient. INTA, Buenos Aires.
- Dixit, S.S., A.S. Dixit & J.P. Smol, 1991. Multivariable environmental inferences based on diatom assemblages from Sudbury (Canada) lakes. *Freshwater Biology*, **26**: 251-266.
- Edwards, F.W., 1931. Chironomidae. In: Diptera of Patagonia and South Chile. *Trustees of the British Museum*, London, **2** (5): 233-331.
- Engstrom, D.R. & H.E. Wright, 1984. Chemical stratigraphy of lake sediments as a record of environmental change. In: E.Y. Haworth & J.W.G. Lund (eds.), *Lake Sediments and Environmental History*, Leicester Univ. Press, Leicester, UK. pp. 11-67.
- Epler, J.H., 2001. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. EPA Region 4 and Human Health and Ecological Division. North Carolina Department of Environment and Natural Resources. Division of Water Quality.
- Fernández, C.A., 1994. An outline of paleolimnology in Argentina. *Journal of Paleolimnology*, **10**: 3-16.
- Ferreira, M., A. Cingolani, C. Ezcurra & D. Bran, 1998. High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 307-316.
- Frey, D.G. (ed.), 1969. Symposium on paleolimnology. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **17**: 1-448.
- Frey, D.G., 1974. Paleolimnology. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **20**: 95-123.
- Frey, D.G., 1988. What is paleolimnology?. *Journal of Paleolimnology*. **1**: 2-8.

- Galloway, R.W., V. Markgraf & J.P. Bradbury, 1988. Dating shorelines of lakes in Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **1**: 195-198.
- Gandouin, E. & E. Franquet. 2002. Late Glacial and Holocene chironomid assemblages in 'Lac Long Inférieur' (southern France, 2090 m): palaeoenvironmental and palaeoclimatic implications. *Journal of Paleolimnology* **28**: 317-328.
- Gauch, H.G. Jr. 1982. Multivariate analysis in community ecology. 1° edición Cambridge University Press.
- Gerlach, D.C., F.A. Frey, H. Moreno-Roa & L. López-Escobar, 1988. Recent volcanism in the Puyehue-Cordon Caulle Region, southern Andes, Chile (40.5° S): Petrogenesis of evolved lavas. *Journal of Petrology*, **29**: 333-382.
- Gilli, A., D. Ariztegui, F.S. Anselmetti, J.A. McKenzie, V. Markgraf, I. Hajdas & R.D. McCulloch, 2005. Mid-Holocene strengthening of the Southern Westerlies in South America - Sedimentological evidences from Lago Cardiel, Argentina (49°S). *Global and Planetary Change*, **49**: 75-93.
- Glasser, N.F., S. Harrison, V. Winchester & M. Aniya, 2004. Late Pleistocene and Holocene paleoclimate and glacier fluctuations in Patagonia. *Global and Planetary Change*, **43**: 79-101.
- Grimm E.C. 1987. CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences*, **13**: 13-35.
- Grimm E.C., 1991. TILIA & TILIA.GRAPH. Illinois State Museum, Springfield.
- Guilizzoni, P., A. Lami & J. Massafiero, 1992. Indagini paleolimnologiche sul Lago di Tovel (Trentino) *Studi Trentini di Scienze Naturali*, **67**: 53-98.
- Guilizzoni, P, A. Marchetto, A. Lami, et al. 1996. The environmental history of Mountain Lake (Lago Paione Superiore, Central Alps, Italy) for the last 100 years:

- multidisciplinary, palaeolimnological study. *Journal of Paleolimnology*, **15**: 245-264.
- Haberzettl, T., M. Fey, A. Lücke, N. Maidana, C. Mayr, C. Ohlendorf, F. Schäbitz, G.H. Schleser, M. Wille & B. Zolitschka, 2005. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as rejected in sediments of Laguna Potrok Aike, southern Patagonia (Santa Cruz, Argentina). *Journal of Paleolimnology*, **33**: 283–302.
- Håkansson, S. & M. Jansson, 1983. *Principles of Lake Sedimentology*. Springer-Verlag. Berlin.
- Hammer, U. T., J. Shames & R. C. Haynes. 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia*, **105**: 1-26.
- Hardardóttir, J., Á. Geirsdóttir & T. Thórdarson, 2001. Tephra layers in a sediment core from Lake Hestvatn, southern Iceland: implications for evaluating sedimentation processes and environmental impacts on a lacustrine system caused by tephra fall deposits in the surrounding watershed. In: White, J.D.L. & N.R. Riggs (eds.). *Volcaniclastic Sedimentation in Lacustrine Settings*, Spec. Publs int. Ass. Sediment, Blackwell Science Ltd., London, UK., **30**: 225-246.
- Heinrichs, M.L., S.E. Wilson, I.R. Walker, et al., 1997. Midge and diatom-based paleosalinity reconstruction for Mahoney Lake, Okanagan Valley, British Columbia, Canada. *International Journal of Salt Lake Research*, **6**: 249-267.
- Heinrichs, M.L., I.R. Walter, R.W. Mathewes & R.J. Hebda, 1999. Holocene chironomid-inferred salinity and paleovegetation reconstruction from Kilpoola Lake, British Columbia. *Geographie Physique et Quaternaire*, **53**: 211-221.

- Heinrichs, M.L., I.R. Walker & R.W. Mathewes, 2001. Chironomid-based paleosalinity records in southern British Columbia, Canada: a comparison of transfer functions. *Journal of Paleolimnology*, **26**:147-159.
- Heiri, O. & A.F. Lotter, 2001. Effect of low count sums on quantitative environmental reconstructions: an example using subfossil chironomids. *Journal of Paleolimnology*, **26**: 343-350.
- Heiri, O., A.F. Lotter & G. Lemcke. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: Reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, **25**:101-110.
- Henrikson, L. J.B. Olofsson & H.G. Oscarson, 1982. The impact of acidification on Chironomidae (Diptera) as indicated by subfossil stratification. *Hydrobiologia*, **86**: 223-229.
- Hofmann, W., 1978. Analysis of animal microfossils from the Grosser Segeberger See (F.R.G.) *Archiv fuer Hydrobiologie*, **82**: 316-346.
- Hofmann, W., 1983. Stratigraphy of subfossil Chironomidae and Ceratopogonidae (Insecta, Diptera) in late glacial littoral sediments from Lobsigensee. 4. *Revue de Paleobiologie*, **2**: 205-209.
- Hofmann, W., 1986. Chironomid analysis. In: Berglund, B.E. (ed.) Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 715-727.
- Hofmann, W., 1987. Stratigraphy of Cladocera (Crustacea) and Chironomidae (Insecta: Diptera) in three sediment cores from the Central Baltic Sea as related to paleosalinity. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie.*, **72**: 97-106.

- Hofmann, W., 1988. The significance of chironomid analysis (Insecta: Diptera) for paleolimnological research. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **62**: 501-509.
- Hofmann, W., 1998. Cladocerans and chironomids as indicators of lake level changes in north temperate lakes. *Journal of Paleolimnology*, **19**: 55-62.
- Il'yasuk E.A. & B.P. Il'yasuk, 2004. Analysis of chironomid remains from lake sediments in paleoecological reconstruction. *Water Resources*, **31**: 203-214.
- Iriondo, M., 1989. Quaternary lakes of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **70**: 81-88.
- Itkonen, A., V. Martilla, J. Meriläinen & V-P Salonen, 1999. 8000-year history of paleoproductivity in a large boreal lake. *Journal of Paleolimnology*, **21**: 271-294.
- Johnson, M.G., J.R.M. Kelso, O.C. McNeil & W.B. Morton, 1990. Fossil midge associations and the historical status of fish in acidified lakes. *Journal of Paleolimnology*, **3**: 113-127.
- Juggins. S. 2003. C2 User guide. *Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation*. University of Newcastle, Newcastle upon Tyne, UK.
- Kansanen, P.H., 1985. Assessment of pollution history from recent sediments in Lake Vanajavesi, Southern Finland. II. Changes in the Chironomidae, Chaoboridae and Ceratopogonidae (Diptera) Fauna. *Annales Zoologici Fennici*, **22**: 57-90.
- Kaufman, D.S., F.S. Hu, J.P. Briner, A. Werner, V.P. Finney & I. Gregory-Eaves. 2003. A ~33,000 year record of environmental change from Arolik Lake, Ahklun Mountains, Alaska, USA. *Journal of Paleolimnology*, **30**: 343-362.
- Korhola, A., H.Olander & T. Blom, 2000. Cladoceran and chironomid assemblages as quantitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes. *Journal of Paleolimnology*, **24**: 43-54.

- Lami, A., F. Niessen, P. Guilizzoni, J. Massafello, & C.A. Bellis, 1994. Palaeolimnological studies of the eutrophication of volcanic Lake Albano (Central Italy). *Journal of Paleolimnology*, **10**: 181-197.
- Lang, B., A.P. Bedford, N. Richardson & S.J. Brooks, 2003. The use of ultra-sound in the preparation of carbonate and clay sediments for chironomid analysis. *Journal of Paleolimnology*, **30**: 451-460.
- Larocque, I., R.I. Hall & E. Grahn, 2001. Chironomids as indicators of climate change: a 100-lake training set from a Subarctic Region of Northern Sweden (Lapland). *Journal of Paleolimnology*, **26**: 307-322.
- Lent, R.M. & W.B. Lyons, 2001. Biogeochemistry of silica in Devils Lake: implications for diatom preservation. *Journal of Paleolimnology*, **26**: 53-66.
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo & A. Soriano, 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, **8**: 125-144.
- Little, J.L. & J.P. Smol, 2001. A chironomid-based model for inferring late-summer hypolimnetic oxygen in Southeastern Ontario Lakes. *Journal of Paleolimnology*, **26**: 259-270.
- Little, J.L., R.I. Hall, R. Quinlan & J.P. Smol, 2000. Past trophic status and hypolimnetic anoxia during eutrophication and remediation of Gravenhurst Bay, Ontario: comparison of diatoms, chironomids, and historical records. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 333-341.
- Lotter, A.F., H.J.B. Birks, W. Hofmann & A. Marchetto, 1998. Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. II. Nutrients. *Journal of Paleolimnology*, **19**: 443-463.

- Lotter, A.F., I.R. Walker, S.J. Brooks & W. Hofmann, 1999. An intercontinental comparison of chironomid paleotemperature inference models: Europe vs. North America. *Quaternary Science Reviews*, **18**: 717-735.
- Lowe, J.J. & M.J.C. Walker, 1997. *Reconstructing Quaternary Environments*. Addison Wesley Longman Limited. England. 2nd Edition.
- Macchi, P.J., V.E. Cussac, M.F. Alonso & M.A. Denegri, 1999. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes y reservoirs in northern Patagonian. *Ecology of Freshwater Fish*, **8**: 227-236.
- Margalef, 1983. Limnología, Ediciones Omega S.A., Barcelona.
- Markgraf, V., 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimate changes in subantarctic, temperate and arid environments in Argentina. *Palynology*, **7**: 43-70.
- Markgraf, V., 1984. Late Pleistocene and Holocene vegetation history of temperate Argentina: Lago Morenito. Bariloche. *Dissertations Botanicae*, **72**: 235-254
- Markgraf, V., 1991. Younger Dryas in southern South America? *Boreas*, **20**: 63-69.
- Markgraf, V. 1993 Younger Dryas in southernmost South America – an update. *Quaternary Science Reviews*, **12**: 351-355.
- Markgraf, V., H. L. D'Antoni & T. A. Ager, 1981. Present pollen dispersal in Argentina. *Palynology*, **5**: 43-63.
- Markgraf, V., M. McGlown & G. Hope, 1995. Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems. A southern perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 143-147.
- Massaferro, J., 1994. Paleolimnología di sei laghi vulcanici italiani e di un lago argentino de origine glaciale. Doctoral thesis, Universidad de Parma, Parma, pp. 187.

- Massaferro, J., 2000. Fossil chironomid assemblages from an oligotrophic lake of Patagonia (Lake Masecardi) during the Late-glacial period. In Hoffrichter, O. (ed.), *Late 20th Century Research on Chironomidae: an Anthology from the 13th International Symposium on Chironomidae*. Shaker Verlag, Aachen: 535-541.
- Massaferro, J. & J. Corley, 1998. Environmental disturbance and chironomid palaeodiversity: 15 kyr BP of history at Lake Masecardi, Patagonia, Argentina. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **8**: 315-323.
- Massaferro, J. & S.J. Brooks, 2002. Response of chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of Quaternary Science*, **17**: 101-111.
- Massaferro, J., S. Ribeiro Guevara, A. Rizzo & M. Arribére, 2005a. Short-term environmental changes in Lake Morenito (41° S, 71° W, Patagonia, Argentina) from the analysis of sub-fossil chironomids. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**: 23-30.
- Massaferro, J., S.J. Brooks, & S. G. Haberle, 2005b. The dynamics of chironomids assemblages and vegetation during the Late Quaternary at Laguna Facil, Chonos Archipelago, southern Chile. *Quaternary Science Reviews*, **24**: 2510-2522.
- Mayr, C., M. Fey, T. Haberzettl, S. Janssen, A. Lücke, N.I. Maidana, C. Ohlendorf, F. Schäbitz, G.H. Schleser, U. Struck, M. Wille & B. Zolitschka, 2005. Palaeoenvironmental changes in southern Patagonia during the last millennium recorded in lake sediments from Laguna Azul (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **228**: 203-227.
- Mazzoni, M.M., 1983. Depósitos vulcanoclásticos holocenos de fondos lacustres. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **38**: 84-110.

- Mazzoni, M.M. & A.M. Sinito, 1982. Estudio paleomagnético y sedimentológico de ambientes lacustres. Parte II. Lago Moreno. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **37**: 348-357.
- Modenutti, B.E. & C.P. Guerrero, 1994. Dinámica del zooplancton de un lago de altura de los Andes australes. *Tankay*, **1**: 109-110.
- Modenutti, B.E., E. Balseiro, M.C. Diéguez, C. Queimaliños & R. Albariño, 1998. Heterogeneity of fresh-water Patagonian ecosystems. *Ecología Austral*, **8**: 155-165.
- Modenutti, B.E. & G.L. Pérez, 2001. Planktonic ciliates from an oligotrophic South Andean lake, Morenito Lake (Patagonia, Argentina). *Brazilian Journal of Biology*, **61**: 389-395.
- Morris, D.P., H.E. Zagarese, C.E. Williamson, E.G. Balseiro, B.R. Hargreaves, B.E. Modenutti, R. Moeller & C.P. Queimaliños, 1995. The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, **40**: 1381-1391.
- Olander, H., 1992. Subfossil chironomid stratigraphy of a small acid lake in southern Finland. *Bulletin of the Geological Society of Finland*, **64** (Part 2):183-188.
- Olander, H., A. Korhola & T. Blom, 1997. Surface sediment Chironomidae (Insecta: Diptera) distributions along an ecotonal transect in subarctic Fennoscandia: developing a tool for palaeotemperature reconstructions. *Journal of Paleolimnology*, **18**: 45-59.
- Olander, H., H.J.B. Birks, A. Korhola & T. Blom, 1999. An expanded calibration model for inferring lakewater and air temperatures from fossil chironomid assemblages in Northern Fennoscandia. *Holocene*, **9**: 279-294.

- Ortega-Guerrero, B. & A.J. Newton. 1998. Geochemical characterization of Late Pleistocene and Holocene tephra layers from the Basin of Mexico, Central Mexico. *Quaternary Research*, **50**: 90-106.
- Paggi, A.C., 1975. Formas imaginales y preimaginales de *Chironomus* (*Dicrotendipes*) *alsinensis* sp.nov. (Diptera Chironomidae). *Neotropica*, **21**: 149-156.
- Paggi, A.C., 1977a. Formas imaginales y preimaginales de quironómidos (Diptera) II. *Parachironomus longistilus* sp.nov. *Limnobios*, **1**: 200-206
- Paggi, A.C., 1977b. Formas imaginales y preimaginales de quironómidos (Diptera) III. *Chironomus* (s.str.) *domizzi* sp. nov. *Neotropica*, **23**: 103-112.
- Paggi, A.C., 1978. Formas imaginales y preimaginales de quironómidos (Diptera) IV. *Dicrotendipes nestori* sp.nov. *Limnobios*, **1**: 235-241.
- Paggi, A.C., 1984. Formas imaginales y preimaginales de quironómidos (Diptera, Tanypodinae) V. *Djalmabatista lacustris* sp.nov. *Revista de la Asociación Entomológica Argentina*, **43**: 75-83.
- Paggi, A.C., 1985. *Thienemanniella desertica* sp.nov. de la República Argentina (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae). *Neotropica*, **31**: 49-53.
- Paggi, A.C., 1987 Formas imaginales y preimaginales de quironómidos (Diptera, Chironomidae) VI. *Dicrotendipes pellegrinensis* sp.nov. y *D. embalsensis* sp.nov. *Limnobios*, **2**: 695-706.
- Paggi, A.C., 1992. Two new species of genus *Tanytarsus* from Argentina. *Fragmenta Entomologica*, **23**: 299-306.
- Paggi, A.C., 1993a. Formas imaginales y preimaginales de quironómidos (Diptera, Chironomidae) VI. *Coelotanypus lobensis* sp.nov. y descripción de la larva y pupa de *C. ringueleti* Paggi, 1986. *Revista de la Asociación Entomológica Argentina*, **52**: 5-12.

- Paggi, A.C., 1993b. Redescription of *Pseudosmittia bilobulata* (Edw.) n. comb. [= *Spaniotoma* (*Smittia*) *bilobulata* Edwards 1931] and description of *P. neobilobulata* sp. nov. (Diptera: Chironomidae). *Annales de Limnologie*, **29**: 171-174.
- Paggi, A.C., 1998. Chironomidae. En Morrone, J.J. & S. Coscarón (eds.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica*. Ediciones Sur, La Plata, pp. 327-337.
- Paggi, A.C., 1999. Los Chironomidae como indicadores de calidad de ambientes dulciacuícolas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **58** (1-2): 202-207.
- Paggi, A.C., 2001. Diptera: Chironomidae. En: Fernández, H.R. & E. Domínguez (eds.). *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo, pp. 167-193.
- Paggi A.C. & D. Añón Suárez, 2000. *Ablabesmyia reissi*, spec.nov., a new species of Tanypodinae from Rio Negro province, Argentina, with descriptions of adult female and preimaginal stages. *Spixiana*, **23**: 259-266.
- Palmer, M.W., 1993. Putting things in even better order: the advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology*, **74**: 2215-2230.
- Paruelo, J.M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O.E. Sala & R.A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, **8**: 85-101.
- Pérez, A.P., 2001. Efectos de la radiación ultravioleta natural sobre ecosistemas acuáticos temporarios: un estudio experimental. Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche. UNC. pp.61.

- Pillans B. & T. Naish. 2004. Defining of Quaternary. *Quaternary Science Reviews*, **23**: 2271-2282.
- Pinder, L.C.V., 1995. The habitats of chironomid larvae. In: P.D. Armitage, P.S. Cranston & L.C.V. Pinder (eds.). *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London. pp. 107-135.
- Queimaliños, C.P., B.E. Modenutti & E.G. Balseiro, 1998. Phytoplankton responses to experimental enhancement of grazing pressure and nutrient recycling in a small Andean lake. *Freshwater Biology*, **40**: 41-49.
- Quinlan, R. & J.P. Smol, 2001. Setting minimum head capsule abundance and taxa deletion criteria in chironomid-based inference models. *Journal of Paleolimnology*, **26**: 327-342.
- Quinlan, R., J.P. Smol & R.I. Hall, 1998. Quantitative inferences of past hypolimnetic anoxia in south-central Ontario Lakes using fossil midges (Diptera: Chironomidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 587-596.
- Rabassa, J. & G. Alliot. 1976. Sedimentología de los tills de S. C. de Bariloche, Río Negro. *Rev. Asoc. Arg. Min. Petr. Sed.*, **7**: 47-62.
- Rabassa, J. & C.M. Clapperton, 1990. Quaternary glaciations of the Southern Andes. *Quaternary Science Reviews*, **9**: 153-174.
- Reiss, F., 1972. Die Tanytarsini (Diptera, Chironomidae) Südchiles und Westpatagoniens. Mit Hinweisen auf die Tanytarsini-Fauna der Neotropics. *Studies in Neotropical Fauna*, **7**: 49-53.
- Ribeiro Guevara, S. & M.A. Arribére, 2002. ¹³⁷Cs dating of lake cores from the Nahuel Huapi National Park, Patagonia, Argentina: Historical records and profile measurements. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **252**: 37-45.

- Ribeiro Guevara, S., A. Rizzo, R. Sánchez & M.A. Arribére, 2003. ^{210}Pb fluxes in sediment layers sampled from Northern Patagonia lakes. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **258**: 583-595.
- Rieradevall, M & S.J. Brooks, 2001. An identification guide to subfossil Tanypodinae larvae (Insecta: Diptera: Chironomidae) based on cephalic setation. *Journal of Paleolimnology*, **25**: 81-99.
- Roback, S.S. & W.P. Coffman, 1983. Results of the Catherwood Bolivian–Peruvian Altiplano Expedition Part II. Aquatic Diptera including Montane Diamesinae and Orthoclaadiinae (Chironomidae) from Venezuela. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **135**: 9-79.
- Roig, F.A., 1998. La vegetación de la Patagonia. In: Correa, M.N. (ed.). *Flora Patagónica*. Colección Científica INTA. Buenos Aires, Tomo VIII, Parte I, pp. 48-166.
- Román-Ross, G., P.J. Depetris, M.A. Arribére, S. Ribeiro Guevara & G.J. Cuello, 2002. Geochemical variability since the Late Pleistocene in Lake Mascardi sediments, northern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **15**: 657–667
- Saether, O.A., 1975. Nearctic chironomids as indicators of lake typology. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **19**: 3127-3133.
- Saether, O.A., 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology*, **2**: 65-74.
- Sánchez Zavala, J.L. & E. Centeno García. Técnicas y aplicaciones del estudio de los sedimentos terrígenos de grano fino: Procedencia y tectónica. En Internet: <http://geologia.igeolcu.unam.mx/academia/Temas/Procedencia/Procedencia.html>.

- Schakau, B., 1990. Stratigraphy of the fossil Chironomidae (Diptera) from Lake Grasmere, South Island, New Zealand, during the last 6000 years. *Hydrobiologia*, **214**: 213-221.
- Schelske, C. L., E. F. Stoermer, D. J. Conley, J. A. Robbins & R. M. Glover, 1983. Early eutrophication in the lower Great Lakes: new evidence from biogenic silica in sediments. *Science*, **222**: 320-322.
- Schwalb A., S.J. Burns, G. Cusminsky, K. Kelts & V. Markgraf, 2002. Assemblage diversity and isotopic signals of modern ostracodes and host waters from Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **187**: 323-339.
- Scoppa, C.O., 1998. Los suelos. In: Correa, M.N. (ed.). *Flora Patagónica*. Colección Científica INTA. Buenos Aires, Tomo VIII, Parte I, pp. 15-30.
- Sengupta, S. 1994. *Introduction to sedimentology*. A.A. Balkema. Rotterdam Brookfield.
- Sinito, A.M., M.S. Alonso & G.L. Ambrosini, 1983. Estudio paleomagnético y sedimentológico de ambientes lacustres. Parte 3. Lago Nahuel Huapi, Brazo Campanario. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **38**: 225-232.
- Sinito, A.M., D.A. Valencio & K.M. Creer, 1985. Paleolimnología del área aledaña de los lagos El Trébol, Moreno y Nahuel Huapi (Brazo Campanario), Provincia Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **40**: 211-224.
- Smeltzer, E. & E.B. Swain. 1985. Answering lake management questions with Paleolimnology. In: *Lake and reservoir management: practical applications*. Proceedings of the Fourth Annual Conference and International Symposium. October, 16-19, 1984. McAfee, New Jersey. North American Lake Management Society, pp. 268-274.

- Smol, J.P., 1990. Paleolimnology: Recent advances and future challenges. *Memorie Istituto Italiano di Idrobiologia*, **47**: 253-276.
- Smol, J.P., 1992. Paleolimnology: an important tool for effective ecosystem management. *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, **1**: 49-58.
- Smol, J.P., I.R. Walker & P.R. Leavitt, 1991. Paleolimnology and hindcasting climatic trends. *Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen*, **24**: 1240-1246.
- Sthal, J.B., 1969. The uses of chironomids and other midges in interpreting lake histories. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*, **17**: 111-125.
- Tartarotti B., G. Baffico, P. Temporetti & H.E. Zagarese, 2004. Mycosporine-like amino acids in planktonic organisms living under different UV exposure conditions in Patagonian lakes. *Journal of Plankton Research*, **26**: 753-762.
- Telford, R.J., P. Barker, S. Metcalfe & A. Newton, 2004. Lacustrine responses to tephra depositions: examples from Mexico. *Quaternary Science Reviews*, **23**: 2337-2353.
- ter Braak, C.J.F. & I. C. Prentice, 1988. A theory of gradient analysis. *Advances of Ecological Research*, **18**: 271-317.
- ter Braak C.J.F. & P. Smilauer, 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA.
- ter Braak C.J.F. & P. Smilauer 2002. CANOCO-software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Agricultural Mathematics Group Technical Report LWA 88-02. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.

- Thienemann, A. 1913. Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. *Int. Rev. Gen. Hydrobiol. Hydrogr.*, 6: 243-249.
- Thienemann, A. 1915. Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Mit Beschreibung neuer Arten von Prof. Dr. Kieffer. *Verh. Nat. Ver. Rheinl. Weistf.*, 72: 1-58.
- Thienemann, A. 1922. Die beiden Chironomusarten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen. *Archiv fuer Hydrobiologie*, **13**: 609-646.
- Thienemann, A. 1931. Tropische Seen und Seetypenlehre. *Archiv fuer Hydrobiologie Supplement*, **9**: 205-231.
- Toms, P. S., M. King, M. A. Zárate, R. A. Kemp & F.F. Foit Jr. 2004. Geochemical characterization, correlation, and optical dating of tephra in alluvial sequences of central western Argentina. *Quaternary Research*, **62**: 60-75
- Valencio D.A., K.M. Creer, A.M. Sinito, J.F. Vilas, M.M. Mazzoni, L.A. Spalletti, E.J. Romero, & C.A. Fernández. 1982. Estudio paleomagnético, sedimentológico y palinológico de ambientes lacustres. Parte I Lago El Trébol. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **37**: 183-204.
- Verschuren, D., 1994. Sensitivity of tropical-African aquatic invertebrates to short-term trends in lake level and salinity: a paleolimnological test at Lake Oloidien, Kenya. *Journal of Paleolimnology*, **10**: 253-263.
- Verschuren, D., C. Cocquyt, J. Tibby, C.N. Roberts & P.R. Leavitt, 1999. Long-term dynamics of algal and invertebrate communities in a small, fluctuating tropical soda lake. *Limnology and Oceanography*, **44**: 1216-1231.
- Verschuren, D., K.R. Laird & B.F. Cumming, 2000. Rainfall and drought in equatorial east Africa during the past 1,100 years. *Nature*, **403**: 410-414.

- Verschuren, D., B.F. Cumming & K.R. Laird, 2004. Quantitative reconstruction of past salinity variations in African lakes: assessment of chironomid-based inference models (Insecta: Diptera) in space and time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**: 986-998.
- Vigliano P.H., M.F. Alonso, M.A. Denegri, M.I. Garcia Asorey, G.E. Lippolt, P.J. Macchi, D. Milano, 2001. Estructura de las comunidades de peces de lagos y embalses patagónicos: estado actual del conocimiento y problemática. *Proc. Primer Encuentro Binacional de Ecología, XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile*, S.C. de Bariloche.
- Villarosa, G., V. Outes, M. Arribére & S. Ribeiro Guevara, 1999. Preliminary characterization and chronology of tephras from the Rio Maquinchao Valley exposures, Río Negro, Argentina. *Proc. II South American Symposium on Isotope Geology*, Córdoba, Argentina, pp. 152-155.
- Walker, I.R., 1987. Chironomidae (Diptera) in paleoecology. *Quaternary Science Reviews* **6**: 29-40.
- Walker, I.R., 1990. Modern assemblages of arctic and alpine Chironomidae as analogues for late-glacial communities. *Hydrobiologia*, **214**: 223-227.
- Walker, I.R., 1993. Paleolimnological biomonitoring using freshwater benthic macroinvertebrates. In: Rosenberg, D.M. & V.H. Resh. (eds.). *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, Lond. pp. 306-343.
- Walker, I.R., 1995. Chironomids as indicators of past environmental change. In: P.D. Armitage, P.S. Cranston & L.C.V. Pinder (eds.). *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London. pp. 405-422.

- Walker, I.R., 2001. Midge: Chironomidae and related Diptera. In: Smol, J.P., H.J.B. Birks & W.M. Last (eds.). Tracking environmental changes using lakes sediments. Volume 4: *Zoological indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 43-66.
- Walker, I.R. & R.W. Mathewes, 1987a. Chironomidae (Diptera) and postglacial climate at Marion Lake, British Columbia, Canada. *Quaternary Research*, **27**: 89-102.
- Walker, I.R. & R.W. Mathewes, 1987b. Chironomids, lake trophic status and climate. *Quaternary Research*, **28**: 431-437.
- Walker, I.R. & R.W. Mathewes, 1989. Chironomidae (Diptera) remains in surficial lake sediments from the Canadian Cordillera: analysis of the fauna across an altitudinal gradient. *Journal of Paleolimnology*, **2**: 61-80.
- Walker, I.R., R.J. Mott & J.P. Smol, 1991. Allerød-Younger Dryas lake temperatures from midge fossils in Atlantic Canada. *Science*. **253**: 1010-1012.
- Walker, I.R., S.E. Wilson & J.P. Smol, 1995. Chironomidae (Diptera): quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 950-960.
- Walker, I.R., A.J. Levesque, L.C. Cwynar & A.F. Lotter, 1997. An expanded surface-water paleotemperature inference model for use with fossil midges from eastern Canada. *Journal of Paleolimnology*, **18**: 165-178.
- Warwick, W.F., 1975. The impact of man on the Bay of Quinte, Lake Ontario, as shown by the subfossil chironomid succession (Chironomidae, Diptera). *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, **19**: 3134-3141.

- Warwick, W.F., 1980. Paleolimnology of the Bay of Quinte, Lake Ontario: 2800 years of cultural influence. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **206**: 1-117.
- Warwick, W.F., 1989. Chironomids, lake development and climate: a commentary. *Journal of Paleolimnology*, **2**: 15-17.
- Welch, P.S. 1952. *Limnology*. Mc Graw-Hill Book Company.
- Wetzel, R.G. 1981. *Limnología*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.
- Whatley, R.C. & G.C. Cusminsky, 1999. Lacustrine Ostracoda and late Quaternary palaeoenvironments from the lake Cari-Laufquen region, Río Negro province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **151**: 229-239.
- Wiederholm, T. (ed.). 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part I, Larvae. *Entomologica Scandinavica Suppement* **19**: 1-457.
- Wiederholm, T. & L. Eriksson, 1979. Subfossil chironomid as evidence of eutrophication in Ekoln Bay, Central Sweden. *Hydrobiologia*, **62**: 195-208.
- Wolin, J.A. & E.F. Stoermer, 2005. Response of a Lake Michigan coastal lake to anthropogenic catchment disturbance. *Journal of Paleolimnology* **33**: 73-94.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International. N.J.

Apéndice I - Datación

I.1. Métodos de datación

Las técnicas de datación utilizadas en el Cuaternario se clasifican en tres amplias categorías y se muestran en la figura I.1 (Lowe & Walker, 1997):

❖ Métodos que proporcionan **estimación de edad**

Hay dos tipos de técnicas de datación que permiten que la edad de fósiles, sedimentos o rocas sea establecida directamente en años antes del presente. Estas son:

Métodos radiométricos, los cuales están basados en el decaimiento radioactivo de ciertos elementos químicos o fenómenos relacionados (tales como daño en reticulados de cristal causados por radiación);

Métodos incrementales, los cuales incluye mediciones de acumulaciones regulares de sedimento o materiales biológicos a través del tiempo.

❖ Métodos que establecen **equivalencia de edad**

Estos métodos hacen uso de horizontes contemporáneos que puedan ser identificados en separado, y a menudo, son completamente diferentes en las secuencias estratigráficas. Ciertos marcadores estratigráficos distintivos son regionalmente y, en algunos casos, globalmente sincrónicos, y ellos pueden ser tomados para representar planos de tiempo en los registros sedimentarios. Si la edad de los marcadores puede ser establecida en una localidad por la aplicación de alguno de los métodos de estimación de edad, entonces los horizontes equivalentes dentro de otras sucesiones pueden ser indirectamente datados por correlación.

❖ Métodos de **edad relativa**

Estas técnicas sólo establecen el orden de antigüedad relativa de fósiles o unidades estratigráficas. La antigüedad relativa de los materiales geológicos es mayormente obvia

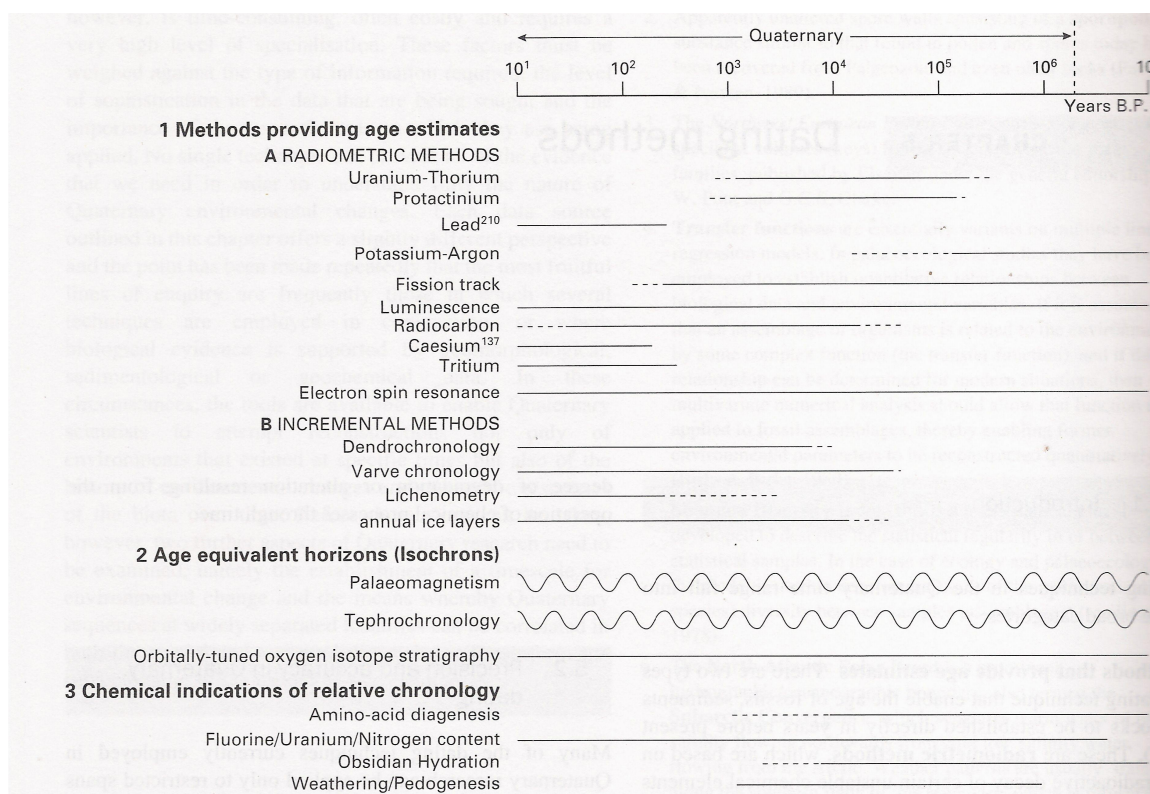


Figura I.1. Técnicas de datación utilizadas en el Cuaternario (Lowe & Walker, 1997).

donde la superposición puede ser establecida pero, bajo ciertas circunstancias, la edad relativa de paisajes del Cuaternario y unidades sedimentarias pueden ser establecidas por el grado de degradación o alteración, resultando de la operación de procesos químicos a través del tiempo.

I.2. Datación con ^{210}Pb

Existen diversos métodos de fechado basados en la medición de radioisótopos generados en la naturaleza, pero en la escala de tiempo de interés en este estudio, alrededor de 150 años, el método radioactivo más frecuentemente aplicado es el que se basa en la medición de la actividad del ^{210}Pb ($T_{1/2} = 22,3$ años).

El ^{222}Rn es un gas noble, miembro de la cadena de decaimiento del ^{238}U (en la figura I.2 se muestra un esquema simplificado), que escapa de las matrices geológicas a la atmósfera donde decae con un período de desintegración de 3,8 días. El ^{210}Pb es uno

de los últimos productos radiactivos de una serie de hijas del ^{222}Rn de vida media corta y retorna a la superficie terrestre, en unas pocas semanas, por depositación húmeda fundamentalmente, adsorbiéndose en los sedimentos (El-Daoushy, 1988).

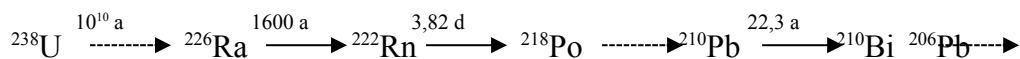


Figura I.2: En los decaimientos indicados con líneas punteadas hay varios productos de decaimiento con vidas medias mucho menores que las de los productos involucrados en la metodología.

Dada la escala de tiempo involucrada, la generación de ^{210}Pb se puede considerar sincrónica con la generación y depositación de los sedimentos, permitiendo así el fechado de los testigos sedimentarios.

La actividad específica de ^{210}Pb en sedimentos puede determinarse de dos formas: (1) separando radioquímicamente el ^{210}Pb y midiendo por espectrometría de centelleo la radiación β emitida, o (2) midiendo la emisión γ de 46 keV, asociado al decaimiento β del ^{210}Pb . La segunda alternativa, presenta las ventajas que permite la determinación simultánea de ^{210}Pb y ^{226}Ra y el método es no destructivo (Joshi, 1987). Esta última característica tiene la ventaja que no involucra ningún tratamiento físico-químico, siendo el acondicionamiento de las muestras muy sencillo, y permite que las muestras pueden ser utilizadas para otros estudios (Appleby et al., 1986). El principal inconveniente de este método se relaciona con las dificultades asociadas a la medición de bajas actividades del rayo gamma de 46,5 keV del ^{210}Pb que, al ser un isótopo natural, se encuentra en la radiación de fondo ambiente.

El sistema de detección del rayo gamma (γ) cuenta con un detector de germanio hiperpuro de forma plana, HPGe (High-Purity Germanium) LO-AX (Low-Energy Photon Spectrometer) de EG&G Ortec. El cristal de germanio tiene 14,2 mm de espesor

y 36,2 mm de diámetro, encapsulado en vacío con una ventana de berilio. La electrónica asociada al detector está incluida en el sistema DSPEC, de EG&G Ortec. Los espectros se toman en 4096 canales y el análisis de los mismos se efectúa utilizando el programa Gamma Vision-32 (LAAN¹).

Una vez relevado el perfil de actividad específica del ²¹⁰Pb de la secuencia sedimentaria, y descontando el aporte del ²¹⁰Pb generado en los sedimentos por decaimiento del ²²⁶Ra incluido en el material geológico, se calcula el lapso de acumulación de cada nivel de la secuencia aplicando un modelo que incluye ciertas hipótesis sobre la incorporación del ²¹⁰Pb a los sedimentos. El más usado en cuerpos de agua dulce es el denominado CRS (Constant Rate of Supply), que postula que el flujo de ²¹⁰Pb a la atmósfera es constante en el lapso de estudio.

Los flujos de ²¹⁰Pb se determinaron a partir de los perfiles de actividad específica obtenidos, utilizando la siguiente ecuación:

$$\phi = \lambda I = \lambda \sum_{i=0}^{i=\infty} C(i)m(i)$$

donde ϕ - exceso del flujo de ²¹⁰Pb (Bq·m⁻²·y⁻¹),

λ - constante de decaimiento ²¹⁰Pb: $\lambda = \frac{\ln 2}{T_{1/2}}$, con $T_{1/2} = 22,3$ años

I - exceso de actividad de ²¹⁰Pb registrado en el testigo sedimentario por unidad de superficie, Bq·m⁻²

$C(i)$ - exceso de la actividad específica de ²¹⁰Pb medida en el estrato i del testigo, Bq·g⁻¹, que se obtiene descontando el ²¹⁰Pb, que está en equilibrio secular con el ²²⁶Ra.

$m(i)$ - peso del sedimento del estrato i del testigo sedimentario, por unidad de superficie, g·m⁻²

Los resultados fueron presentados en el capítulo 5 y se indican en la Tabla I.1.

¹ Laboratorio de Análisis por Activación Neutrónica.

Tabla I.1.

Testigo	Flujo de ^{210}Pb $\text{Bq.m}^{-2}.\text{a}^{-1}$	Tasa de sedimentación calculada en el período	Tasa de sedimentación promedio	
			$\text{mg.cm}^{-2}.\text{a}^{-1}$	cm.a^{-1}
Tonček ²	ND	1946-2003	$31,00 \pm 1,5$	$0,123 \pm 0,08$
Morenito ¹	$48,0 \pm 1,3$	1947-1997	$23,08 \pm 0,71$	$0,2004 \pm 0,006$
El Trébol ¹	$27,34 \pm 0,98$	1951-2000	$22,00 \pm 0,90$	$0,2042 \pm 0,0084$

¹ Ribeiro Guevara et al. (2003)

ND: No disponible.

² Ribeiro Guevara (com. pers.)

I.3. Datación con ^{137}Cs

El fechado de las secuencias sedimentarias con ^{210}Pb puede complementarse con la identificación en la secuencia sedimentaria de eventos producidos en una fecha conocida, como ser la depositación de material radiactivo originado en ensayos nucleares o accidentes con liberación de material radiactivo. La depositación de los productos de activación, productos fisión o restos de material fisiónable producida en estos eventos, y transportados a través de la troposfera o a escala global una vez que pasaron a la estratosfera, está asociada temporalmente a los eventos. Su identificación en un perfil de actividad específica medido en la secuencia sedimentaria, nos permite asociar el estrato con la fecha en la que se produjeron esos nucleidos antrópicos. Los radioisótopos que se utilizan con este objetivo son los productos de fisión ^{137}Cs ($T_{1/2} = 30,07$ años) y ^{90}Sr ($T_{1/2} = 28,78$ años), el producto de activación ^{241}Am ($T_{1/2} = 432,2$ años) (Joshi, 1989) y los restos de material fisiónable ^{239}Pu y ^{240}Pu (Jaakkola et al., 1983). De estos, el más frecuentemente utilizado es el ^{137}Cs , debido que puede ser determinada su actividad específica mediante la medición de su emisión γ de 662 keV.

En Argentina los mayores registros de depositación de ^{137}Cs corresponden a las emisiones originadas en los ensayos nucleares producidos en el Pacífico Sur entre 1966 y 1974, con un aporte secundario en 1964 correspondiente a los ensayos producidos en el Hemisferio Norte en 1963. No se observan registros relevantes para estas aplicaciones del accidente del reactor de Chernobyl en 1986 (Riberio Guevara & Arribére, 2002).

Los perfiles de Cs son determinados por espectrometría gamma de alta resolución, midiendo el rayo γ 661,62 keV, mediante un detector HPGe (High-Purity Germanium) de 30% de eficiencia relativa. Los datos son colectados con un sistema electrónico DSPEC, de EG&G Ortec, los espectros se toman en 4096 canales y el análisis de los mismos se efectúa utilizando el programa Gamma Vision-32. La calibración para el pico 661,62 keV se realizó usando tres Materiales de Referencia, con diferentes actividades específicas de ^{137}Cs : IAEA-300 sedimento del Mar Báltico (1067 Bq/kg), NIST Sedimento lacustre (59,2 Bq/kg) y NIST suelo peruano (0,33 Bq/kg), este último utilizado para chequear los límites de detección del sistema (LAAN).

Los resultados fueron presentados en el capítulo 5 y se indican en la tabla I.2.

Tabla I.2

Testigo	Tasa de sedimentación estimada
Tonček	0,103 cm.a ⁻¹
Morenito	0,2004 cm.a ⁻¹
El Trébol	0,2042 cm.a ⁻¹
El Toro	0,256 cm.a ⁻¹

I.4. Referencias

- Appleby, P.G., P.J. Nolan, D.W. Gifford, M.J. Godfrey, F. Oldfield, N.J. Anderson & R.W. Battarbee, 1986. ^{210}Pb dating by low background gamma counting. *Hydrobiologia*, **143**: 21-27.
- El-Daoushy, F., 1988. A summary on the lead-210 cycle in nature and related applications in Scandinavia. *Environment International*, **14**: 305-319.
- Jaakkola, T., K. Tolonen, P. Huttunen & S. Leskinen, 1983. The use of fallout ^{137}Cs and $^{239,240}\text{Pu}$ for dating of lake sediments. *Hydrobiologia*, **103**: 15-19.

- Joshi, S.R., 1987. Nondestructive determination of lead-210 and radium-226 in sediments by direct photon analysis. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **116**: 169-182.
- Joshi, S.R., 1989. Determination of ^{241}Am in sediments by direct counting of low-energy photons. *Applied Radiative Isotopes*, **40**: 691-699.
- Lowe, J.J. & M.J.C. Walker, 1997. *Reconstructing Quaternary Environments*. Addison Wesley Longman Limited. England. 2^o Ed. pp. 446.
- Ribeiro Guevara, S. & M. Arribére, 2002. ^{137}Cs dating of lakes cores from Nahuel Huapi National Park, Patagonia, Argentina: historical records and profile measurements. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **252**: 37-45.
- Ribeiro Guevara, S., A. Rizzo, R. Sánchez & M. Arribére. 2003. ^{210}Pb fluxes in sediment layers sampled from Northern Patagonia lakes. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, **258**: 583-595.

Tabla II.1. Resultados obtenidos de peso seco (PS), materia orgánica (MO) y sílice biogénica (BSi) en los estratos del lago Toncek.

cm	PS (%)	MO (%)	BSi(mg/g)	cm	PS (%)	MO (%)	BSi(mg/g)
0 - 1	17,94	18,42	12,47	45 - 46	48,21	8,98	6,25
1 - 2	20,96	15,77	11,42	46 - 48	54,22	6,63	5,45
2 - 3	25,54	13,18	10,16	48 - 49	47,96	8,87	7,44
3 - 4	24,95	13,14	9,38	49 - 50	37,97	14,91	9,41
4 - 5	26,06	10,72	10,07	50 - 51	36,29	14,80	9,76
5 - 6	22,77	16,00	12,80	51 - 52	38,95	13,71	10,43
6 - 7	24,25	14,70	12,44	52 - 53	41,39	12,25	7,92
7 - 8	44,42	8,13	7,17	53 - 54	34,71	16,47	10,29
8 - 9	45,22	7,17	8,37	54 - 55	35,68	14,59	10,60
9 - 10	29,72	14,44	9,81	55 - 56	34,22	15,92	10,08
10 - 11	28,58	11,96	10,89	56 - 57	34,34	14,36	13,50
11 - 12	22,32	15,00	7,64	57 - 58	34,28	15,00	13,20
12 - 13	34,95	10,08	10,25	58 - 59	36,10	13,47	11,94
13 - 14	43,62	8,01	4,96	59 - 60	37,72	12,79	9,18
14 - 15	36,36	9,31	8,44	60 - 61	36,28	14,05	13,25
15 - 16	28,56	14,77	9,58	61 - 62	38,94	12,67	7,92
16 - 17	30,68	13,44	7,56	62 - 63	37,64	15,58	9,29
17 - 18	30,05	15,27	8,07	63 - 64	35,80	15,22	8,74
18 - 19	30,33	14,20	8,08	64 - 65	37,91	13,01	9,60
19 - 20	39,33	9,86	6,86	65 - 66	37,99	13,19	9,76
20 - 21	31,30	14,06	15,54	66 - 67	37,45	11,25	13,02
21 - 22	28,57	14,41	15,14	67 - 68	36,71	11,59	8,11
22 - 23	39,21	9,39	12,54	68 - 69	37,26	11,13	10,71
23 - 24	36,57	12,98	11,17				
24 - 25	46,79	8,98	6,64				
25 - 26	46,11	8,43	6,44				
26 - 27	46,92	7,50	5,36				
27 - 28	37,15	11,12	9,48				
28 - 29	31,74	13,16	10,45				
29 - 30	33,98	14,68	9,41				
30 - 31	35,37	12,47	4,85				
31 - 32	40,88	11,04	4,76				
32 - 33	35,15	13,90	7,76				
33 - 34	32,95	14,33	7,87				
34 - 35	33,25	13,82	7,17				
35 - 36	36,58	12,00	7,28				
36 - 37	38,02	11,89	7,23				
37 - 38	37,13	11,96	8,35				
38 - 39	47,96	7,53	7,77				
39 - 40	53,77	6,14	5,06				
40 - 41	46,74	9,62	7,80				
41 - 42	38,56	13,77	7,70				
42 - 43	40,03	12,38	8,80				
43 - 44	38,91	12,13	8,98				
44 - 45	41,10	11,16	9,36				

Apéndice II - Tablas.

Tabla II.2. Resultados obtenidos de peso seco (PS), materia orgánica (MO) y sílice biogénica (BSi) en los estratos del lago Morenito.

cm	PS (%)	MO (%)	BSi(mg/g)
0 - 1	19.00	24.14	88.45
1 - 2	18.65	23.62	82.17
2 - 3	18.37	21.30	89.62
3 - 4	18.51	20.10	88.27
4 - 5	20.71	16.52	80.26
5 - 6	18.37	18.26	79.95
6 - 7	21.52	18.54	61.96
7 - 8	22.93	16.38	48.75
8 - 9	27.51	11.14	33.05
9 - 10	26.03	10.22	32.66
10 - 11	24.29	13.62	32.64
11 - 12	38.23	5.92	28.85
12 - 13	56.63	2.40	18.03
13 - 14	51.02	3.70	28.91
14 - 15	38.00	5.72	30.74
15 - 16	25.00	11.00	42.57
16 - 17	22.42	14.58	44.46
17 - 18	25.66	11.00	43.52
18 - 19	25.51	11.70	43.80
19 - 20	30.19	9.68	22.10
20 - 21	30.41	10.78	18.79
21 - 22	34.37	8.88	21.11
22 - 23	41.74	6.62	23.72
23 - 24	58.21	3.24	14.77
24 - 25	59.03	2.72	10.93
25 - 26	36.40	6.32	18.06
26 - 27	35.94	8.66	27.69
27 - 28	35.52	6.70	21.83
28 - 29	46.19	4.64	15.75
29 - 30	33.73	8.30	21.45
30 - 31	32.63	8.54	19.29
31 - 32	31.99	8.19	16.40
32 - 33	61.01	1.52	6.74
33 - 34	64.19	1.62	9.09
34 - 35	39.76	5.76	17.83
35 - 36	34.51	7.13	22.61
36 - 37	41.30	4.70	12.11
37 - 38	59.48	1.58	11.46
38 - 39	56.09	2.26	20.87
39 - 40	57.34	2.00	11.21
40 - 41	50.85	3.12	13.33
41 - 42	60.65	1.92	13.47
42 - 43	71.97	0.94	3.46
43 - 44	59.76	2.98	15.59
44 - 45	63.21	2.20	8.12
45 - 46	76.95	1.24	3.12
46 - 48	72.49	1.34	0.46
48 - 49	59.58	3.26	13.10
49 - 50	69.43	1.44	5.14

Tabla II.3. Resultados obtenidos de peso seco (PS), materia orgánica (MO) y sílice biogénica (BSi) en los estratos del lago El Trébol

cm	PS (%)	MO (%)	BSi(mg/g)
0 - 2		31.47	115.95
2 - 4		26.77	117.42
4 - 6		18.38	101.96
6 - 8		22.65	123.25
8 - 9	15.32	24.27	125.35
9 - 10	14.29	22.56	129.91
10 - 11	15.47	20.66	100.29
11 - 12	11.11	27.16	102.43
12 - 13	11.58	22.63	84.76
13 - 14	13.21	28.37	75.57
14 - 15	14.05	28.14	89.64
15 - 17	16.95	14.60	64.26
17 - 18	18.79	13.86	65.07
18 - 19	14.08	25.52	62.91
19 - 20	14.47	17.43	86.38
20 - 21	9.74	30.27	109.29
21 - 22	11.15	24.88	94.43
22 - 23	15.25	18.83	122.14
23 - 24	17.35	13.75	122.35
24 - 25	25.21	2.63	35.13
25 - 26	33.06	7.32	54.90
26 - 27	24.07	10.74	60.74
27 - 28	12.10	27.02	94.29
28 - 29	12.61	26.70	111.27
29 - 30	14.00	21.39	150.67
30 - 31	14.92	21.75	149.78
31 - 32	15.23	20.73	162.13
32 - 33	17.00	17.80	180.05
33 - 34	19.67	15.08	133.86
34 - 35	18.27	16.99	151.12
35 - 36	18.13	17.25	169.34
36 - 37	18.23	17.13	188.76
37 - 38	16.80	16.14	185.12
38 - 39	18.72	13.97	193.50
39 - 40	18.02	14.74	200.26
40 - 41	17.69	15.06	218.35
41 - 42	15.26	17.25	197.37
42 - 43	15.88	17.05	184.72
43 - 44	16.15	18.17	209.62
44 - 45	15.62	20.13	207.55
45 - 46	16.95	17.64	180.34
46 - 48	16.47	19.63	142.69
48 - 49	16.14	20.68	114.02
49 - 50	26.65	11.72	85.42
50 - 51	49.70	3.76	37.74
51 - 52	57.23	2.99	29.31
52 - 53	42.63	5.58	52.30
53 - 54	25.95	12.36	87.64
54 - 55	29.20	9.41	79.25
55 - 56	25.29	5.87	53.12
56 - 57	21.37	15.21	116.17
57 - 58	19.29	14.17	153.70
58 - 59	17.43	14.88	167.13
59 - 60	22.16	11.62	117.87
60 - 61	24.00	10.56	140.80

Tabla II.4. Resultados obtenidos de peso seco (PS), materia orgánica (MO) y sílice biogénica (BSi) en los estratos del laguna El Toro.

cm	PS (%)	MO (%)	BSi(mg/g)	Ca (%) ¹
0 - 1	45,47	7,63	3,90	7,3
1 - 2	35,17	11,33	2,82	6,09
2 - 3	37,87	10,42	2,55	6,11
3 - 4	33,96	12,21	2,77	8,27
4 - 5	32,09	13,64	4,57	7,09
5 - 6	32,54	13,47	3,78	6,83
6 - 7	27,91	17,07	7,35	7,36
7 - 8	35,13	11,67	4,37	7,83
8 - 9	32,56	15,19	2,80	8,61
9 - 10	39,86	14,91	0,60	11,76
10 - 11	48,48	12,94	1,98	12,18
11 - 12	45,77	15,13	1,65	10,43
12 - 13	45,50	11,66	2,04	9,4
13 - 14	38,47	14,81	2,52	11,36
14 - 15	43,06	11,81	1,95	10,51
15 - 16	52,89	8,87	1,63	9
16 - 17	57,82	7,45	1,48	7,75
17 - 18	55,29	7,63	1,39	9,1
18 - 19	46,17	10,59	1,76	9,55
19 - 20	44,79	13,61	2,33	8,93
20 - 21	37,39	20,27	2,50	10,11
21 - 22	38,07	20,93	1,67	9,65
22 - 23	37,31	18,62	3,21	8,03
23 - 24	34,39	18,14	2,23	9,6
24 - 25	32,63	18,08	2,22	10,68
25 - 26	29,63	16,87	2,00	9,28
26 - 27	31,21	16,08	2,24	11,09
27 - 28	34,54	16,55	2,82	10,94
28 - 29	37,69	15,23	1,55	10,13
29 - 30	38,76	18,39	1,61	9,55
30 - 31	56,52	10,23	1,45	10,67
31 - 32	66,26	8,71	1,55	10,04
32 - 33	66,79	8,76	1,44	10,57

Tabla II.5. Lago Tonček. Abundancias relativas (expresadas en %) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae. Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

cm	Chironomini	Orthoclaadiinae	Tanypodinae	Podonominae	H	J	R
0 - 2	5,00	63,30	28,30	3,30	0,85	0,85	10

¹ Datos obtenidos mediante la técnica de Análisis por Activación Neutrónica, aportados por el LAAN-CAB. (Ribeiro Guevara, com.pers.)

2 - 4	0,00	72,00	26,50	1,50	0,67	0,74	8
4 - 6	0,00	84,70	5,90	8,23	0,55	0,65	6
8 - 10	0,00	65,50	20,70	10,30	0,41	0,69	3
14 - 16	0,00	73,70	18,40	7,90	0,68	0,81	7
18 - 20	2,50	72,50	5,00	20,00	0,54	0,70	6
20 - 22	0,00	75,00	12,50	12,50	0,55	0,79	5
24 - 26	0,00	58,80	5,90	35,30	0,53	0,76	5
26 - 28	0,00	68,75	6,25	25,00	0,52	0,74	5
28 - 30	0,00	68,60	17,10	14,30	0,58	0,83	5
32 - 34	3,80	81,10	9,40	5,70	0,45	0,64	5
40 - 42	18,20	72,70	0,00	9,10	0,46	0,77	4
44 - 46	6,25	62,50	6,25	25,00	0,56	0,81	5
52 - 54	2,60	82,00	2,60	12,80	0,47	0,67	5
64 - 66	2,40	59,50	16,70	19,04	0,68	0,87	5
68 - 69	8,20	65,30	16,30	10,20	0,69	0,88	6

Tabla II.6. Lago Morenito. Abundancias relativas (expresadas en %) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae. Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

cm	Tanytarsini	Chironomini	Pseudochironomini	Orthocladiinae	Tanypodinae	H	J	R
----	-------------	-------------	-------------------	----------------	-------------	---	---	---

0 - 1	53.57	33.33	1.19	4.76	7.14	0.65	0.62	11
1 - 2	46.60	37.86	2.91	0.00	12.62	0.62	0.65	9
2 - 3	67.50	20.00	2.50	4.17	5.83	0.52	0.50	11
3 - 4	56.03	29.79	2.13	1.42	10.64	0.59	0.57	11
4 - 5	58.02	32.10	1.23	1.23	7.41	0.57	0.55	11
5 - 6	42.86	35.71	0.00	7.14	14.29	0.52	0.86	4
6 - 7	51.52	22.73	7.58	3.03	15.15	0.72	0.69	11
7 - 8	48.15	27.41	3.70	2.22	18.52	0.69	0.69	10
8 - 9	42.86	30.95	14.29	4.76	7.14	0.72	0.76	9
9 - 10	40.98	37.70	9.84	0.00	11.48	0.68	0.80	7
10 - 11	32.26	45.16	12.90	0.00	9.68	0.76	0.84	8
11 - 12	58.70	28.26	8.70	0.00	4.35	0.48	0.68	5
12 - 13	41.51	45.28	5.66	1.89	5.66	0.65	0.77	7
13 - 14	29.63	55.56	7.41	0.00	7.41	0.73	0.86	7
14 - 15	12.90	45.16	19.35	0.00	22.58	0.65	0.83	6
15 - 16	29.17	50.00	8.33	0.00	12.50	0.61	0.87	5
16 - 17	15.38	33.33	17.95	5.13	28.21	0.64	0.91	5
17 - 18	14.94	22.08	3.90	0.00	59.09	0.54	0.60	8
18 - 19	16.67	11.11	0.00	0.00	72.22	0.37	0.62	4
19 - 20	22.86	22.86	11.43	0.00	42.86	0.63	0.81	6
20 - 21	10.53	21.05	0.00	0.00	68.42	0.36	0.75	3
21 - 22	12.12	30.30	6.06	3.03	48.48	0.63	0.75	7
22 - 23	17.14	25.71	2.86	0.00	54.29	0.58	0.69	7
23 - 24	18.37	18.37	10.20	0.00	53.06	0.58	0.75	6
24 - 25	8.82	29.41	0.00	0.00	61.76	0.50	0.64	6
25 - 26	5.88	26.47	0.00	0.00	67.65	0.47	0.61	6
26 - 27	0.00	13.64	0.00	0.00	86.36	0.17	0.57	2
27 - 28	6.25	6.25	0.00	0.00	87.50	0.30	0.50	4
28 - 29	0.00	19.05	19.05	0.00	61.90	0.45	0.75	4
29 - 30	0.00	16.67	33.33	0.00	50.00	0.44	0.92	3
30 - 31	0.00	14.29	14.29	0.00	71.43	0.35	0.72	3
31 - 33	11.11	66.67	0.00	0.00	22.22	0.50	0.83	4
33 - 35	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
35 - 37	0.00	16.67	16.67	0.00	66.67	0.64	0.91	5
37 - 39	0.00	40.00	0.00	0.00	60.00	0.46	0.96	3
39 - 41	0.00	30.00	0.00	0.00	70.00	0.35	0.73	3
41 - 43	0.00	50.00	0.00	25.00	25.00	0.45	0.95	3
43 - 45	0.00	60.00	0.00	0.00	40.00	0.29	0.97	2
45 - 47	0.00	25.00	0.00	0.00	75.00	0.24	0.81	2
47 - 49	0.00	0.00	40.00	0.00	60.00	0.46	0.96	3
50 - 51	11.11	11.11	11.11	0.00	66.67	0.44	0.72	4

Tabla II.7. Lago El Trébol. Abundancias relativas (expresadas en %) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae. Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

muestra	Tanytarsini	Pseudochironomin	Orthocladiinae	Tanypodinae	H	J	R
---------	-------------	------------------	----------------	-------------	---	---	---

Chironomini i								
0 - 2	58.61	22.66	0.60	3.93	13.90	0.66	0.59	13
2 - 4	59.08	20.46	0.29	5.48	12.68	0.66	0.61	12
4 - 6	64.07	15.57	0.60	4.19	14.97	0.61	0.56	12
6 - 8	59.09	23.74	1.01	5.56	9.60	0.69	0.62	13
8 - 9	52.53	19.19	2.02	9.09	17.17	0.69	0.73	9
9 - 10	65.24	17.68	5.49	3.05	8.54	0.59	0.59	10
10 - 11	66.03	19.62	2.87	1.44	10.05	0.55	0.55	10
11 - 12	66.96	18.30	0.67	2.01	12.05	0.54	0.54	10
12 - 13	70.24	19.05	0.30	3.57	6.85	0.52	0.50	11
15 - 16	66.91	18.94	1.92	3.84	8.15	0.57	0.51	13
17 - 18	57.51	18.24	7.08	4.72	12.02	0.70	0.61	14
19 - 20	68.93	18.54	2.22	1.04	9.14	0.51	0.49	11
20 - 22	68.94	17.42	3.03	3.41	7.20	0.54	0.54	10
22 - 24	68.00	20.00	4.00	2.00	6.00	0.48	0.56	7
25 - 27	63.55	21.50	4.67	3.74	6.54	0.57	0.63	8
28 - 30	63.72	22.33	2.79	1.40	9.77	0.56	0.56	10
30 - 31	72.94	20.88	0.88	0.59	4.71	0.42	0.44	9
31 - 33	61.37	27.12	0.82	1.37	8.22	0.57	0.52	12
33 - 35	56.11	31.30	1.53	1.53	9.16	0.64	0.61	11
35 - 37	45.07	36.62	0.70	0.70	16.90	0.71	0.71	10
37 - 38	22.94	60.55	0.92	2.75	11.01	0.69	0.69	10
38 - 39	21.05	68.42	1.05	1.05	8.42	0.67	0.75	8
39 - 40	10.87	79.35	1.09	0.00	5.43	0.58	0.64	8
40 - 41	11.69	71.43	2.60	1.30	12.99	0.72	0.76	9
41 - 42	10.99	73.63	0.00	1.10	14.29	0.67	0.74	8
42 - 43	24.04	65.38	0.96	2.88	6.73	0.68	0.71	9
43 - 44	26.60	60.64	1.06	2.13	9.57	0.70	0.77	8
44 - 45	42.31	37.82	0.00	2.56	16.67	0.73	0.77	9
45 - 46	39.33	40.67	0.67	0.67	18.67	0.73	0.73	10
46 - 47	50.75	25.13	2.01	4.02	18.09	0.71	0.71	10
47 - 48	59.35	21.50	4.21	3.27	10.75	0.66	0.61	12
48 - 49	57.43	26.35	4.05	4.73	6.08	0.69	0.64	12
49 - 50	57.97	17.39	1.45	5.80	15.94	0.68	0.65	11
50 - 51	63.64	12.12	3.03	12.12	9.09	0.52	0.66	6
51 - 52	53.62	17.39	10.14	4.35	11.59	0.74	0.71	11
52 - 53	62.65	19.71	7.65	2.94	7.06	0.60	0.58	11
53 - 54	52.12	25.45	10.91	3.03	8.48	0.70	0.67	11
54 - 56	27.14	45.71	7.14	0.00	18.57	0.77	0.85	8
56 - 57	9.57	82.98	0.00	3.19	3.19	0.68	0.71	9
57 - 58	4.12	86.60	2.06	1.03	6.19	0.59	0.62	9
58 - 59	3.85	79.49	1.28	0.00	14.10	0.66	0.66	10
59 - 60	2.86	68.57	5.71	2.86	18.57	0.82	0.76	12
60 - 61	3.08	70.77	12.31	0.00	10.77	0.74	0.82	8

Tabla II.8. Laguna El Toro. Abundancias relativas (expresadas en %) de subfamilias y tribus de la familia Chironomidae. Índices de diversidad (H), equitatividad (J) y riqueza específica (R).

cm	Chironominae	Orthoclaadiinae	H	J	R
0 - 1	100.00	0.00	0.23	0.49	3
1 - 2	90.38	9.62	0.27	0.39	5
2 - 3	92.16	7.84	0.25	0.36	5
3 - 4	94.23	5.77	0.25	0.41	4
4 - 5	92.42	7.58	0.37	0.41	8
5 - 6	92.98	7.02	0.27	0.35	6
6 - 7	88.89	11.11	0.37	0.47	6
7 - 8	84.44	15.56	0.47	0.61	6
8 - 9	89.02	10.98	0.25	0.32	6
9 - 10	92.45	7.55	0.27	0.32	7
10 - 11	77.78	22.22	0.23	0.76	2
11 - 12	100.00	0.00	0.00	0.00	1
12 - 13	100.00	0.00	0.00	0.00	1
13 - 14	100.00	0.00	0.00	0.00	1
14 - 15					
15 - 16					
16 - 17					
17 - 18					
18 - 19					
19 - 20					
20 - 21					
21 - 22					
22 - 23					
23 - 24					
24 - 25					
25 - 26					
26 - 27					
27 - 28					
28 - 29					
29 - 30					
30 - 31					
31 - 32					
32 - 33					

Tabla II.9. Lago Tonček. Abundancias relativas (expresadas en %) de los taxa de la familia Chironomidae encontrados en la secuencia sedimentaria.

Tabla II.10. Lago Morenito. Abundancias relativas (expresadas en %) de los taxa de la familia Chironomidae encontrados en la secuencia sedimentaria.

cm		0 - 2	2 - 4	4 - 6	8 - 10	14 - 16	18 - 20	20 - 22	24 - 26	26 - 28	28 - 30	32 - 34	40 - 42	44 - 46	52 - 54	64 - 66	68 - 69
Subfam. Chironominae		5,1	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	3,9	19,0	6,3	2,7	0,0	8,3
Tribu Chironomini		5,1	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	3,9	19,0	6,3	2,7	0,0	8,3
<i>Microtendipes</i>	Micro	3,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Chironomini indet.1	Chri1	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	3,9	19,0	6,3	2,7	0,0	8,3
Subfam. Orthocladiinae		62,7	71,6	84,4	67,9	73,7	71,8	75,0	58,8	68,8	67,6	80,4	71,4	62,5	81,1	62,5	64,6
<i>Parakiefferella</i>	Pakf	8,5	3,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	5,9	6,3	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,3
<i>?Paratrichocladius</i>	Patc	6,8	10,4	13,3	0,0	10,5	12,8	6,3	5,9	6,3	20,6	11,8	9,5	12,5	18,9	12,5	16,7
<i>?Parapsectrocladius</i>	Paps	25,4	1,5	9,7	0,0	13,2	2,6	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthocladiinae indet.1	Orth1	8,5	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Pseudosmittia</i>	Pdsm	3,4	40,3	61,4	67,9	44,7	56,4	56,3	47,1	56,3	45,6	68,6	61,9	50,0	62,2	40,0	41,7
Orthocladiinae indet.2	Orth2	10,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthocladiinae indet.3	Orth3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
Orthocladiinae indet.4	Orth4	0,0	14,9	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam. Tanypodinae		28,8	26,9	6,0	21,4	18,4	5,1	12,5	5,9	6,3	17,6	9,8	0,0	6,3	2,7	17,5	16,7
Macropelopiini indet.2	Mcr2	28,8	26,9	6,0	21,4	18,4	5,1	12,5	5,9	6,3	17,6	9,8	0,0	6,3	2,7	17,5	16,7
Subfam. Podonominae		3,4	1,5	8,5	10,7	7,9	20,5	12,5	35,3	25,0	14,7	5,9	9,5	25,0	13,5	20,0	10,4

cm	0 - 1	1 - 2	2 - 3	3 - 4	4 - 5	5 - 6	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	13 - 14	14 - 15	15 - 16	16 - 17	17 - 18	18 - 19	19 - 20	20 - 21	21 - 22	22 - 23	23 - 24	24 - 25	25 - 26
Subfam. Chironominae	88,1	87,4	90,0	91,3	78,6	81,8	79,2	88,2	88,5	90,4	95,7	92,5	87,5	66,6	40,9	27,8	57,2	31,6	48,5	45,7	47,0	38,2	32,4	13,6	12,5
Tribu Tanytarsini	53,6	46,6	67,5	58,0	42,9	51,5	48,1	42,9	41,0	32,3	58,7	35,6	29,2	15,4	14,9	16,7	22,9	10,5	12,1	17,1	18,4	8,8	5,9	0,0	6,3
Tribu Pseudochironomini	1,2	2,9	2,5	1,2	0,0	7,6	3,7	14,3	9,8	12,9	8,7	6,5	8,3	17,9	3,9	0,0	11,4	0,0	6,1	2,9	10,2	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Riethia</i>	1,2	2,9	2,5	1,2	0,0	7,6	3,7	14,3	9,8	12,9	8,7	6,5	8,3	17,9	3,9	0,0	11,4	0,0	6,1	2,9	10,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Tribu Chironomini	33,3	37,9	20,0	32,1	35,7	22,7	27,4	31,0	37,7	45,2	28,3	50,4	50,0	33,3	22,1	11,1	22,9	21,1	30,3	25,7	18,4	29,4	26,5	13,6	6,3
<i>Dicrotendipes</i>	17,9	32,0	15,8	24,7	35,7	15,2	20,7	21,4	9,8	12,9	2,2	31,8	41,7	33,3	16,9	5,6	17,1	21,1	27,3	17,1	16,3	20,6	20,6	13,6	6,3
<i>Chironomus</i> indet.1	13,1	3,9	2,5	4,9	0,0	1,5	5,2	7,1	26,2	25,8	26,1	11,2	8,3	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	3,0	2,9	0,0	2,9	2,9	0,0	0,0
<i>Polypedilum</i> indet.1	2,4	0,0	0,8	0,0	0,0	1,5	0,0	2,4	1,6	3,2	0,0	1,9	0,0	0,0	0,6	0,0	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Paracladopelma</i>	0,0	1,0	0,8	1,2	0,0	4,5	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	5,6	0,0	0,0	2,6	5,6	2,9	0,0	0,0	2,9	2,0	2,9	2,9	0,0	0,0
<i>Parachironomus</i>	0,0	1,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Phaenopsectra</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	0,0	2,9	0,0	0,0	0,0
Subfam. Orthoclaadiinae	4,8	0,0	4,2	1,2	7,1	3,0	2,2	4,8	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	5,1	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Paratrichocladius</i>	1,2	0,0	2,5	1,2	7,1	0,0	0,0	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Parapsectrocladius</i>	2,4	0,0	1,7	0,0	0,0	3,0	2,2	2,4	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Corynoneura</i>	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam. Tanypodinae	7,1	12,6	5,8	7,4	14,3	15,2	18,5	7,1	11,5	9,7	4,3	6,5	12,5	28,2	59,1	72,2	42,9	68,4	48,5	54,3	53,1	61,8	67,6	86,4	87,5
<i>Djalmabatista</i>	1,2	1,9	2,5	2,5	14,3	4,5	10,4	4,8	8,2	6,5	4,3	6,5	12,5	28,2	59,1	72,2	42,9	68,4	45,5	54,3	51,0	61,8	64,7	86,4	81,3
<i>Ablabesmyia</i>	4,8	4,9	2,5	1,2	0,0	7,6	5,9	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	6,3
<i>Clinotanypus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Macropelopiini</i> indet.2	1,2	5,8	0,0	1,2	0,0	1,5	0,0	0,0	3,3	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	0,0	0,0
<i>?Larsia</i>	0,0	0,0	0,8	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabla II.10. Lago Morenito. Abundancias relativas (expresadas en %) de los taxa de la familia Chironomidae encontrados en la secuencia sedimentaria (continuación).

		cm	26 - 27	27 - 28	28 - 29	29 - 30	30 - 31	31 - 33	33 - 35	35 - 37	37 - 39	39 - 41	41 - 43	43 - 45	45 - 47	47 - 49	49 - 51
Subfam. Chironominae			38,0	50,0	28,6	77,8	100	33,4	40,0	30,0	50,0	60,0	25,0	40,0	33,3	70,0	58,7
	Tribu Tanytarsini	Tany	0,0	0,0	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,1	0,0	17,6
	Tribu Pseudochironomini		19,0	33,3	14,3	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	40,0	11,1	40,0	17,6
	<i>?Riethia</i>	Riet	19,0	33,3	14,3	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	40,0	11,1	40,0	17,6
	Tribu Chironomini		19,0	16,7	14,3	66,7	100	16,7	40,0	30,0	50,0	60,0	25,0	0,0	11,1	30,0	23,5
	<i>Dicrotendipes</i>	Dicr	14,3	16,7	0,0	55,6	100	16,7	40,0	20,0	50,0	60,0	25,0	0,0	11,1	30,0	23,5
	<i>Chironomus</i> indet.1	Chro1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>Polypedilum</i> indet.1	Poly1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>?Paracladopelma</i>	Pacl	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>Parachironomus</i>	Pach	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>?Phaenopsectra</i>	Phae	0,0	0,0	14,3	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Subfam. Orthocladiinae		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>?Paratrichocladius</i>	Patc	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>?Parapsectrocladius</i>	Paps	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>Corynoneura</i>	Cory	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Subfam. Tanypodinae		61,9	50,0	71,4	22,2	0,0	66,7	60,0	70,0	25,0	40,0	75,0	60,0	66,7	30,0	41,2
	<i>Djalmabatista</i>	Djal	61,9	50,0	71,4	22,2	0,0	41,7	40,0	70,0	25,0	40,0	75,0	40,0	66,7	30,0	41,2
	<i>Ablabesmyia</i>	Abla	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0
	<i>Clinotanypus</i>	Clino	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>Macropelopiini</i> indet.2	Mcr2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,3	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	<i>?Larsia</i>	Lar	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabla II.11. Lago El Trébol. Abundancias relativas (expresadas en %) de los taxa de la familia Chironomidae encontrados en la secuencia sedimentaria.

		cm	0 - 2	2 - 4	4 - 6	6 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	12 - 13	14 - 16	17 - 18	19 - 20	20 - 22	22 - 24	25 - 27	28 - 30	30 - 31	31 - 33	33 - 35	35 - 37	37 - 38	38 - 39	39 - 40	40 - 41	41 - 42	42 - 43
Subfam. Chironominae			81,9	79,9	80,3	83,8	73,7	85,7	88,5	86,0	89,5	87,7	82,8	89,6	89,3	92,0	89,8	88,8	94,7	89,3	88,9	82,4	84,4	90,6	91,3	85,7	84,6	90,4
Tribu Tanytarsini		Tany	58,6	59,1	64,1	59,1	52,5	65,2	66,0	67,0	70,2	66,9	57,5	68,9	68,9	68,0	63,6	63,7	72,9	61,4	56,1	45,1	22,9	21,1	10,9	11,7	11,0	24,0
Tribu Pseudochironomini			0,6	0,3	0,6	1,0	2,0	5,5	2,9	0,7	0,3	1,9	7,1	2,2	3,0	4,0	4,7	2,8	0,9	0,8	1,5	0,7	0,9	1,1	1,1	2,6	0,0	1,0
?Riethia		Riet	0,6	0,3	0,6	1,0	2,0	5,5	2,9	0,7	0,3	1,9	7,1	2,2	3,0	4,0	4,7	2,8	0,9	0,8	1,5	0,7	0,9	1,1	1,1	2,6	0,0	1,0
Chironomini			22,7	20,5	15,6	23,7	19,2	17,7	19,6	18,3	19,0	18,9	18,2	18,5	17,4	20,0	21,5	22,3	20,9	27,1	31,3	36,6	60,6	68,4	79,3	71,4	73,6	65,4
Dicrotendipes		Dicr	10,3	7,5	6,6	8,1	10,1	7,9	10,0	9,4	7,1	7,0	8,4	12,7	5,3	0,0	13,1	14,0	12,6	20,5	16,4	13,4	8,3	8,4	5,4	16,9	11,0	8,7
?Paracladopelma		Pacl	3,3	2,6	1,8	5,6	4,0	4,3	1,4	0,9	3,0	1,0	0,6	0,9	1,9	0,0	2,8	0,9	1,5	1,1	4,6	4,2	4,6	16,8	14,1	9,1	12,1	8,7
Parachironomus		Pach	1,2	1,2	0,6	1,5	0,0	1,8	1,0	2,7	0,0	1,4	1,1	0,0	1,9	4,0	0,0	0,5	0,3	0,3	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Chironomus indet.1		Chro1	7,9	8,9	6,6	7,1	5,1	3,7	7,2	5,4	7,4	8,9	6,0	4,6	8,3	16,0	5,6	7,0	6,5	4,7	9,9	18,3	47,7	43,2	59,8	45,5	50,5	46,2
Polypedilum indet.1		Poly1	0,0	0,3	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,7	1,9	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9
Lauterborniella		Laut	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
?Cryptochironomus		Cryp	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam. Orthoclaadiinae			3,9	5,5	4,2	5,6	9,1	3,0	1,4	2,0	3,6	3,8	4,7	1,0	3,4	2,0	3,7	1,4	0,6	1,4	1,5	0,7	2,8	1,1	0,0	1,3	1,1	2,9
?Parapsectrocladius		Patc	3,0	5,5	4,2	5,6	8,1	1,8	1,0	1,8	3,6	3,6	4,5	1,0	1,9	2,0	3,7	0,9	0,6	1,4	1,5	0,7	2,8	1,1	0,0	1,3	1,1	2,9
?Paratrichocladius		Paps	0,3	0,0	0,0	0,0	1,0	1,2	0,5	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Parakiefferiella		Pakf	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam. Tanypodinae			13,9	12,7	15,0	9,6	17,2	8,5	10,0	12,1	6,8	8,2	12,0	9,1	7,2	6,0	6,5	9,8	4,7	8,2	9,2	16,9	11,0	8,4	5,4	13,0	14,3	6,7
Djalmabatista		Djal	3,9	4,3	5,4	2,5	7,1	3,7	5,3	4,7	3,9	1,0	3,2	3,4	1,9	4,0	2,8	4,2	0,3	2,5	4,2	8,5	6,4	6,3	4,3	7,8	8,8	4,8
Ablabesmyia		Abla	8,2	6,6	6,6	4,0	10,1	4,9	4,8	7,4	2,1	2,2	4,7	3,8	5,3	2,0	3,7	5,6	4,4	3,8	4,2	6,3	3,7	2,1	0,0	1,3	4,4	1,9
Labrundinia		Labr	1,8	1,7	1,8	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	5,0	4,1	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,8	2,1	0,9	0,0	1,1	3,9	1,1	0,0
Clinotanypus		Clino	0,0	0,0	1,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Macropelopiini indet.2		Mcr2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabla II.11. Lago El Trébol. Abundancias relativas (expresadas en %) de los taxa de la familia Chironomidae encontrados en la secuencia sedimentaria (continuación).

	cm	43 - 44	44 - 45	45 - 46	46 - 47	47 - 48	48 - 49	49 - 50	50 - 51	51 - 52	52 - 53	53 - 54	54 - 56	56 - 57	57 - 58	58 - 59	59 - 60	60 - 61
Subfam. Chironominae		88,3	80,1	80,7	77,9	85,0	87,9	76,8	78,7	81,1	89,9	88,5	79,9	92,6	92,8	84,6	77,2	86,2
Tribu Tanytarsini	Tany	26,6	42,3	39,3	50,8	59,3	57,4	58,0	63,6	53,6	62,6	52,1	27,1	9,6	4,1	3,8	2,9	3,1
Tribu Pseudochironomini		1,1	0,0	0,7	2,0	4,2	4,1	1,4	3,0	10,1	7,6	10,9	7,1	0,0	2,1	1,3	5,7	12,3
<i>?Riethia</i>	Riet	1,1	0,0	0,7	2,0	4,2	4,1	1,4	3,0	10,1	7,6	10,9	7,1	0,0	2,1	1,3	5,7	12,3
Chironomini		60,6	37,8	40,7	25,1	21,5	26,4	17,4	12,1	17,4	19,7	25,5	45,7	83,0	86,6	79,5	68,6	70,8
<i>Dicrotendipes</i>	Dicr	10,6	9,0	6,7	9,0	9,3	8,8	4,3	3,0	4,3	11,5	13,3	24,3	23,4	12,4	11,5	10,0	13,8
<i>?Paracladopelma</i>	Pacl	10,6	9,0	6,0	1,5	0,9	2,7	1,4	0,0	1,4	2,1	1,8	0,0	16,0	15,5	12,8	12,9	15,4
<i>Parachironomus</i>	Pach	0,0	0,0	0,7	0,5	0,5	0,7	1,4	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0
<i>Chironomus</i> indet.1	Chro1	39,4	19,9	27,3	14,1	9,8	10,8	10,1	9,1	7,2	5,0	9,1	21,4	42,6	58,8	55,1	44,3	41,5
<i>Polypedilum</i> indet.1	Poly1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	3,4	0,0	0,0	4,3	0,9	1,2	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lauterborniella</i>	Laut	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>?Cryptochironomus</i>	Cryp	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam. Orthoclaadiinae		2,1	2,6	0,7	4,0	3,3	4,7	5,8	12,1	4,3	2,9	3,0	0,0	3,2	1,0	0,0	2,9	0,0
<i>?Parapsectrocladius</i>	Patc	2,1	2,6	0,7	4,0	3,3	4,7	5,8	12,1	4,3	2,9	3,0	0,0	3,2	1,0	0,0	2,9	0,0
<i>?Paratrichocladius</i>	Paps	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Parakiefferella</i>	Pakf	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam. Tanypodinae		9,6	16,7	18,7	18,1	10,7	6,1	15,9	9,1	11,6	7,1	7,9	18,6	3,2	6,2	12,8	18,6	10,8
<i>Djalmabatista</i>	Djal	7,4	10,9	10,0	8,5	2,8	2,7	5,8	0,0	2,9	1,8	3,0	5,7	2,1	3,1	6,4	8,6	4,6
<i>Ablabesmyia</i>	Abla	2,1	3,8	5,3	7,0	4,2	2,0	5,8	0,0	2,9	3,2	3,6	10,0	0,0	1,0	5,1	2,9	6,2
<i>Labrundinia</i>	Labr	0,0	1,9	3,3	2,5	3,7	1,4	4,3	9,1	5,8	2,1	1,2	2,9	1,1	2,1	0,0	2,9	0,0
<i>Clinotanypus</i>	Clino	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Macropelopiini</i> indet.2	Mcr2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	4,3	0,0

Tabla II.12. Laguna El Toro. Abundancias relativas (expresadas en %) de los taxa de la familia Chironomidae encontrados en la secuencia sedimentaria.

		cm	0 - 1	1 - 2	2 - 3	3 - 4	4 - 5	5 - 6	6 - 7	7 - 8	8 - 9	10 - 11	10 - 11	11 - 12	12 - 13	13 - 14
Subfam. Chironominae			100,0	90,4	92,2	94,2	92,4	93,0	88,9	84,4	89,0	92,5	77,8	100,0	100,0	100,0
Tribu Chironomini			100,0	90,4	92,2	94,2	92,4	93,0	88,9	84,4	89,0	92,5	77,8	100,0	100,0	100,0
<i>Polypedilum</i> indet.2	<i>Poly2</i>		84,2	84,6	86,3	84,6	80,3	86,0	77,8	66,7	86,6	85,8	77,8	100,0	100,0	100,0
<i>Polypedilum</i> indet.3	<i>Poly3</i>		0,0	0,0	2,0	0,0	3,0	1,8	0,0	2,2	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Chironomus</i> indet.2	<i>Chro2</i>		10,5	5,8	0,0	9,6	6,1	1,8	9,3	13,3	2,4	5,7	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Parachironomus</i>	<i>Pach</i>		5,3	0,0	3,9	0,0	3,0	3,5	1,9	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Subfam.Orthoclaadiinae			0,0	9,6	7,8	5,8	7,6	7,0	11,1	15,6	11,0	7,5	22,2	0,0	0,0	0,0
<i>Parapsectrocladius</i>	<i>Parp</i>		0,0	5,8	2,0	3,8	3,0	3,5	3,7	11,1	7,3	4,7	22,2	0,0	0,0	0,0
<i>Orthocladus /Cricotopus</i>	<i>Or/Cr</i>		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthoclaadiinae indet.5	Orth5		0,0	1,9	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	1,2	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthoclaadiinae indet.6	Orth6		0,0	1,9	5,9	1,9	1,5	0,0	5,6	4,4	1,2	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthoclaadiinae indet.7	Orth7		0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	3,5	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0

Apéndice III. Fotos

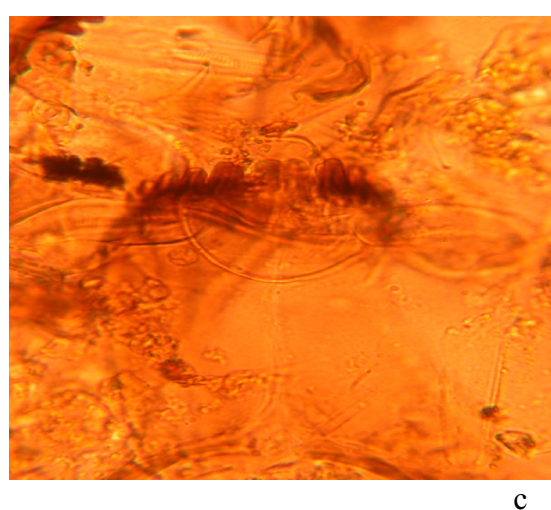
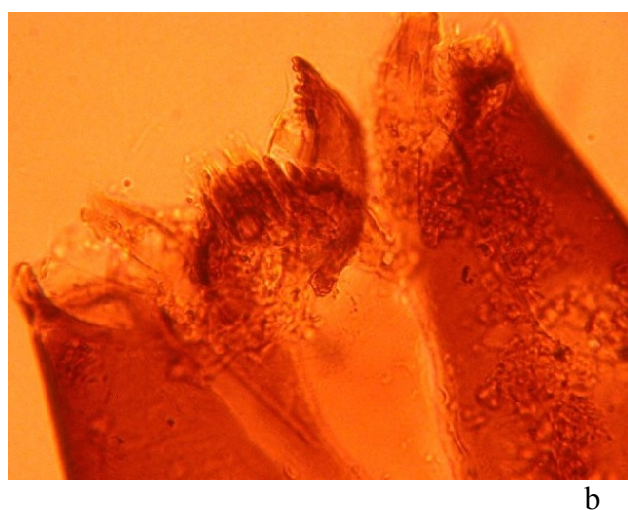
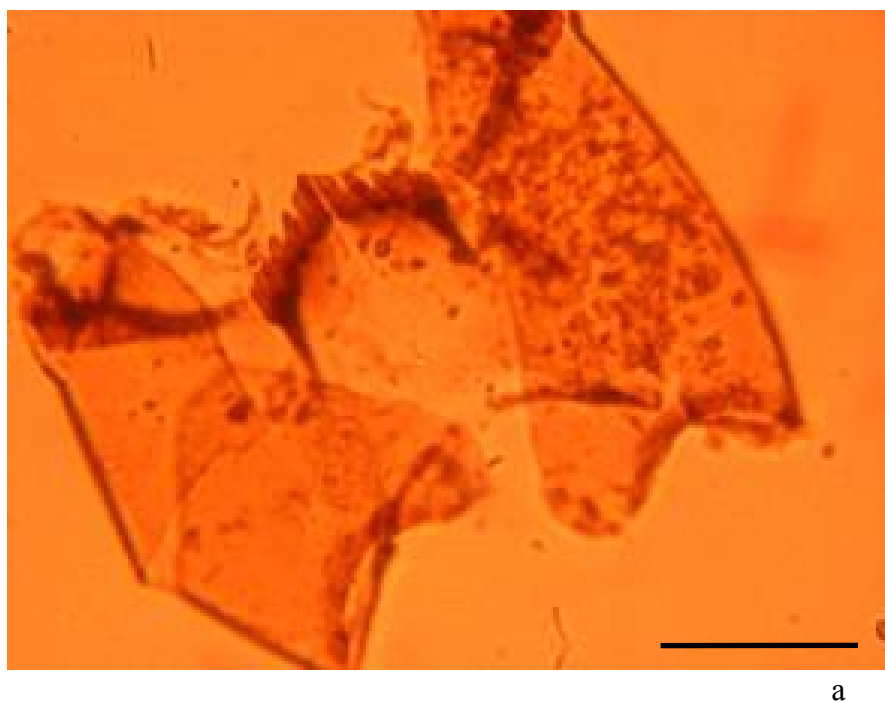


Figura III.1. Cápsulas cefálicas de taxa de quironómidos encontrados en los sedimentos del lago Tonček: (a) *?Pseudosmittia*, (b) subfamilia Podonominae, (c) *?Microtendipes*. La escala representa 500 μm .

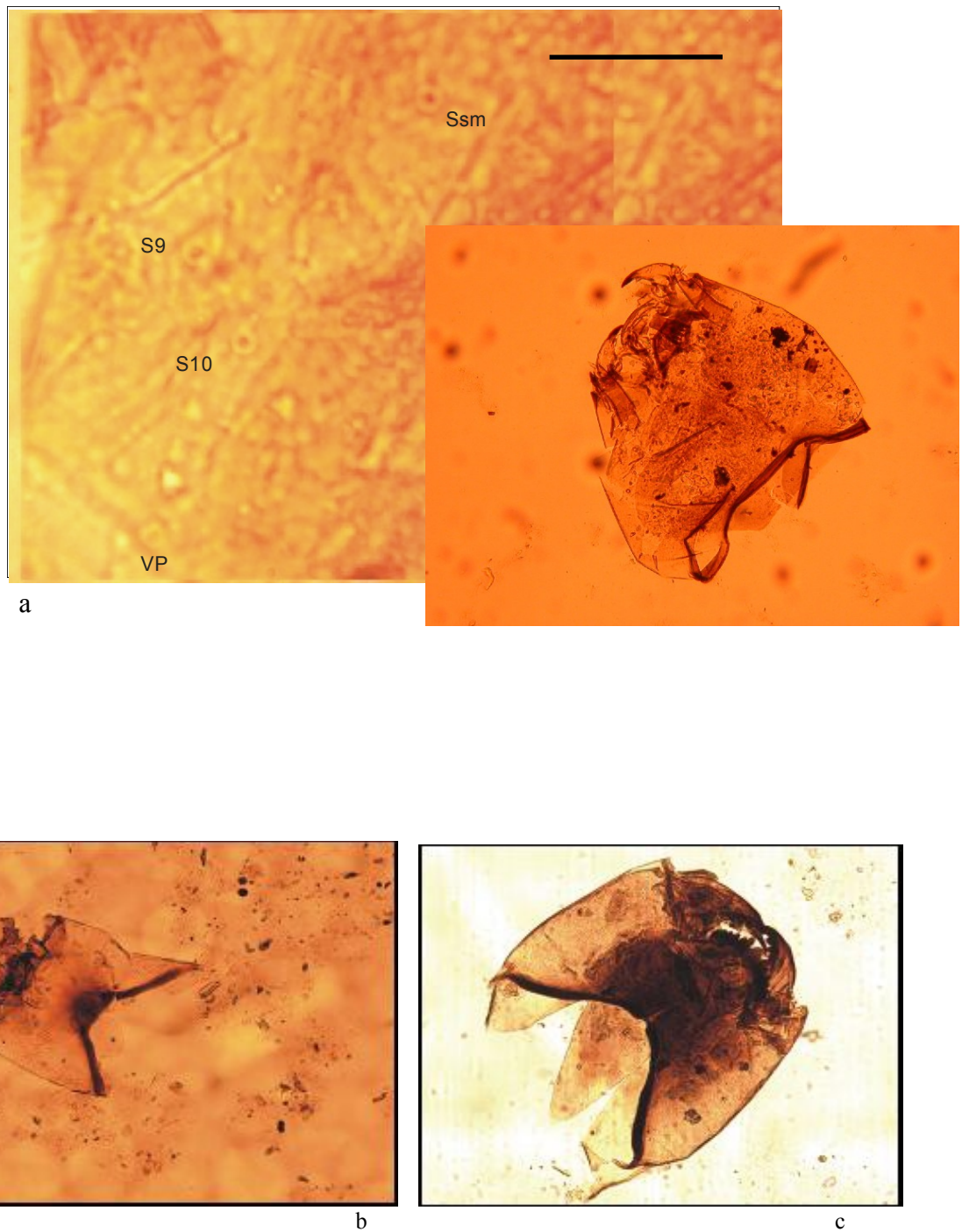


Figura III.2. Cápsulas cefálicas de taxa de quironómidos comunes en los sedimentos en los ambientes de bosque mixto: Lagos Morenito y El Trébol: (a) *Djalmabatista ?lacustris* (b) tribu Tanytarsini, (c) *Dicrotendipes?embalsensis*. La escala representa 500 μ m.

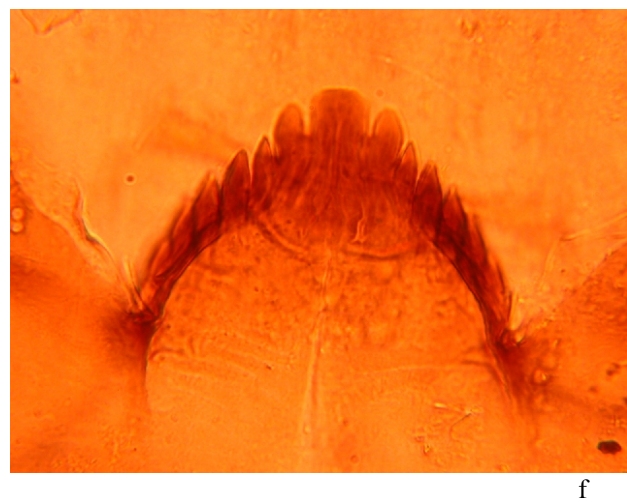
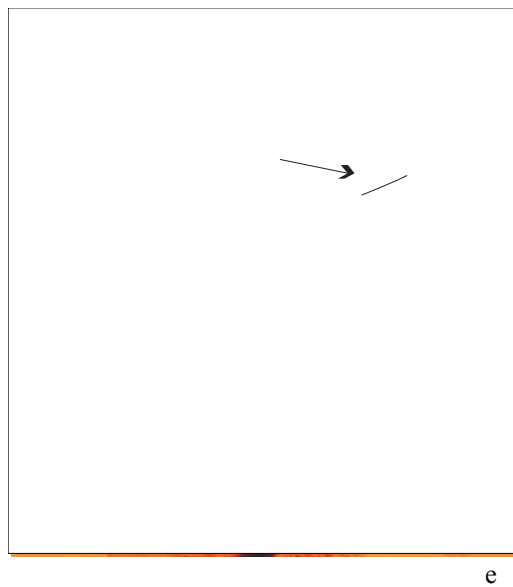
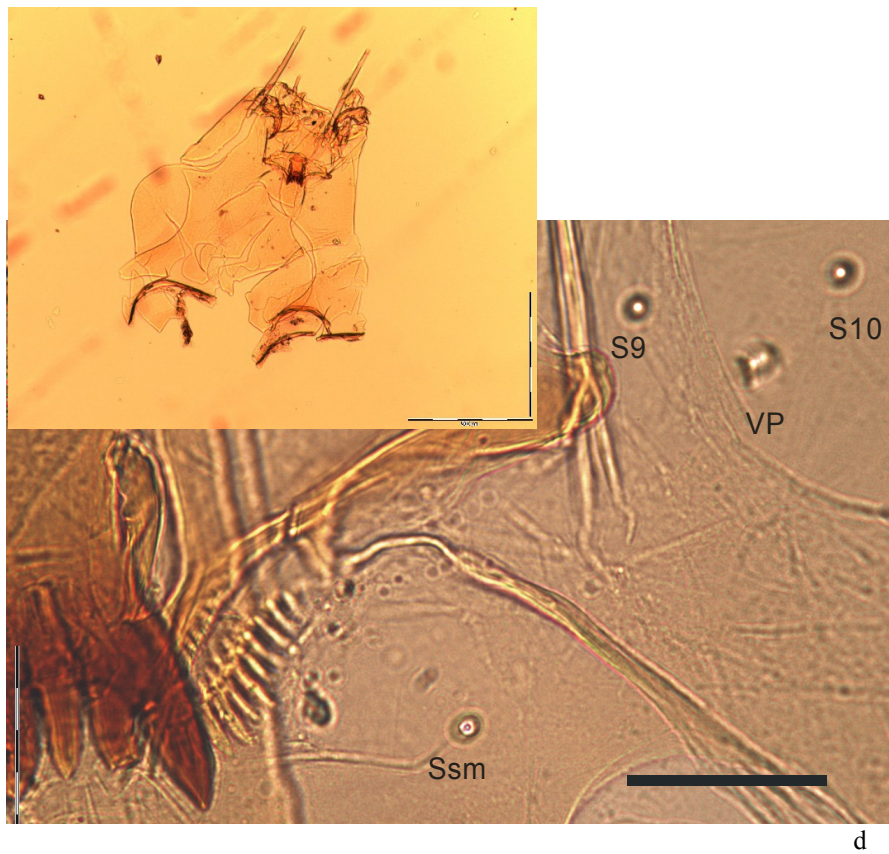


Figura III.2 (continuación). Cápsulas cefálicas de taxa de quironómidos comunes en los sedimentos en los ambientes de bosque mixto: Lagos Morenito y El Trébol: (d) *Ablabesmyia ?reissi*, (e) *Chironomus* ind.1 (tipo I, según dientes laterales del mentón)¹, (f) *?Paratrichocladius* La escala representa 500 μ m

¹ Webb C.J. & A. Scholl, 1985. *Systematic Entomology*, **10**: 353-372.

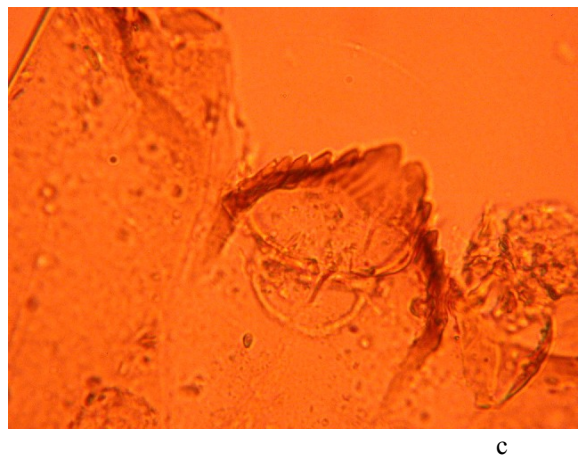
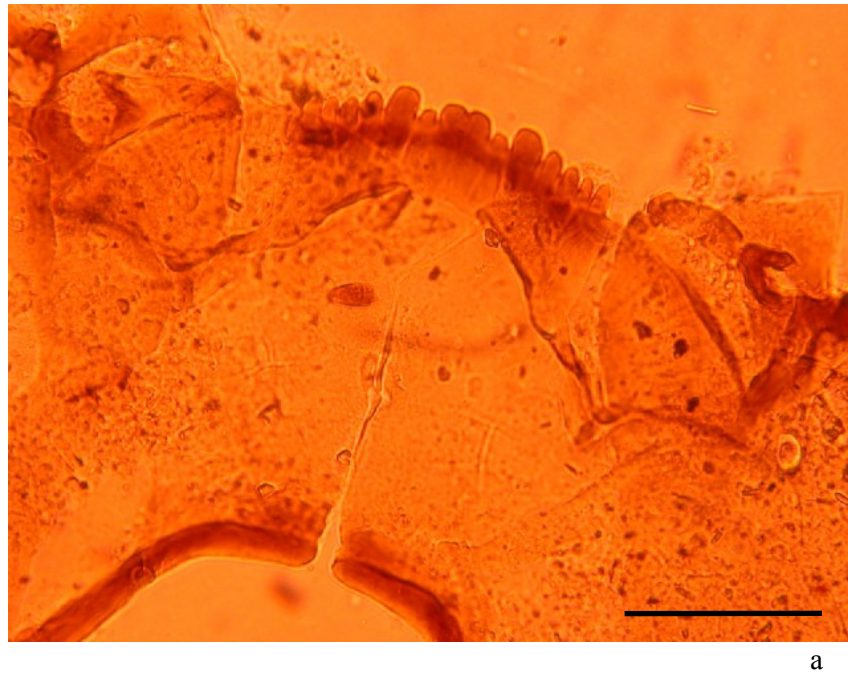


Figura III.3. Cápsulas cefálicas de taxa de quironómidos encontrados en los sedimentos de la laguna El Toro: (a) *Polypedilum* ind.2, (b) *Chironomus* ind.2 (tipo III)², (c) *Parapsectrocladius*. La escala representa 500 μ m.

²Webb C.J. & A. Scholl, 1985. *Systematic Entomology*, **10**: 353-372.